

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Guy NAULLEAU

Première thèse : LA BIOLOGIE ET LE COMPORTEMENT
PRÉDATEUR DE « VIPERA ASPIS » AU
LABORATOIRE ET DANS LA NATURE

Deuxième thèse : Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 3 Juin 1966 devant la Commission d'examen

MM. B. CONDE *Président*

R. CHAUVIN }
M. VUILLAUME } *Examineurs*

PÉRIGUEUX
IMPRIMERIE P. FANLAC

12, rue Professeur-Peyrot

1966



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555802_0004

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Guy NAULLEAU

Première thèse : LA BIOLOGIE ET LE COMPORTEMENT
PRÉDATEUR DE « VIPERA ASPIS » AU
LABORATOIRE ET DANS LA NATURE

Deuxième thèse : Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 3 Juin 1966 devant la Commission d'examen

MM. B CONDE *Président*

R. CHAUVIN }
M. VUILLAUME } *Examineurs*

PÉRIGUEUX
IMPRIMERIE P. FANLAC

12, rue Professeur-Peyrot

1966

UNIVERSITÉ DE NANCY

FACULTÉ DES SCIENCES

<i>Doyen</i>	M. AUBRY.
<i>Assesseur</i>	M. GAY.
<i>Doyens Honoraires</i>	MM. CORNUBERT, DELSARTE, URION, ROUBAULT.
<i>Professeurs Honoraires</i>	MM. CROZE, RAYBAUD, LAFFITTE, LERAY, JULY, LAPORTE, EICH- HORN, GODEMENT, DUBREUIL, L. SCHWARTZ, DIEUDONNE, DE MALLEMANN, LONGCHAMBON, LETORT, DODE, GAUTHIER, GOU- DET, OLMER, CORNUBERT, CHA- PELLE, GUÉRIN, CHEVALLIER, WAHL.
<i>Maîtres de Conférences Honoraires</i>	MM. LIENHART, PIERRET.

PROFESSEURS

M. URION,	Chimie biologique.
M. DELSARTE,	Analyse supérieure.
M. ROUBAULT,	Géologie.
M. VEILLET,	Biologie animale.
M. BARRIOL,	Chimie théorique.
M. BIZETTE,	Physique.
M. GUILLIEN,	Electronique.
M. GIBERT,	Chimie physique.
M. LEGRAS,	Mécanique rationnelle.
M. BOLFA,	Minéralogie.
M. NICLAUSE,	Chimie.
M. FAIVRE,	Physique appliquée.
M. AUBRY,	Chimie minérale.
M. DUVAL,	Chimie.
M. COPPENS,	Radiogéologie.
M. FRUHLING,	Physique.
M. SUHNER,	Physique expérimentale.
M. HILLY,	Géologie.
M. LE GOFF,	Génie chimique.
M. CHAPON,	Chimie biologique.
M. HEROLD,	Chimie miné. industrielle.
M. SCHWARTZ,	Exploitation minière.
M. GAYET,	Physiologie animale.
* M. MALAPRADE,	Chimie.
M. HADNI,	Physique.
M. BONVALET,	Mécanique appliquée.
* M. KERN,	Minéralogie.
* M. BASTICK,	Chimie.

M.	DUCHAUFOUR,	Pédologie.
M.	NEEL,	Chimie organique industrielle.
M.	GARNIER,	Agronomie.
* M.	WEPPE,	Minéralogie appliquée.
M.	BERNARD,	Géologie appliquée.
* M.	CHAMPIER,	Physique.
* M.	RÉGNIER,	Physico-chimie.
* M.	GAY,	Chimie biologique.
* M.	WERNER,	Botanique.
* M.	CONDE,	Zoologie.
M.	STEPHAN,	Zoologie.
M.	EYMARD,	Calcul différentiel et intégral.
M.	LEVISALLES,	Chimie organique.
M.	CAPELLE,	Mécanique rationnelle
M.	MANGENOT,	Botanique.
M ^{me}	HERVÉ,	Méthodes mathématiques de la physique.
* M ^{me}	BASTICK,	Chimie M.P.C. (Epinal).

(*) Professeur à titre personnel.

MAITRES DE CONFERENCES

M.	GOSSE,	Mécanique physique.
M.	ROCCI,	Géologie.
M.	VUILLAUME,	Psychophysiologie.
M.	GUDEFIN,	Physique.
M.	HORN,	Physique propédeutique.
M.	FRENTZ,	Biologie animale.
M.	AUROUZE,	Géologie.
M.	MARI,	Chimie (I.S.I.N.).
M.	LAFON,	Physique (I.S.I.N.).
M.	FELDEN,	Physique théorique et nucléaire.
M.	FLECHON,	Physique M.P.C.
M.	VIGNES,	Métallurgie.
M ^{lle}	HUET,	Mathématiques S.P.C.N.
M.	DEVIOT,	Physique du solide.
M.	BLAZY,	Minéralogie appliquée (E.N.S.G.).
M.	BALESSENT,	Thermodynamique chimique appl.
M.	JANOT,	Physique M.P.C. (Epinal).
M.	JACQUIN,	Pédologie et Chimie agricole.
M.	CACHAN,	Entomologie appliquée.
N...		Probabilités et statistiques.
N...		Mécanique (I.S.I.N.).
N...		Physique M.G.P.
N...		Mathématiques.
N...		Mécanique expérimentale.
N...		Génie chimique.
N...		Mathématiques propédeutiques.
N...		Phytopathologie.
N...		Mathématiques S.P.C.N.

LA BIOLOGIE ET LE COMPORTEMENT PRÉDATEUR DE *VIPERA ASPIS* AU LABORATOIRE ET DANS LA NATURE

SOMMAIRE

	Pages
AVANT-PROPOS	9
INTRODUCTION	10
PREMIERE PARTIE. — BIOLOGIE DE <i>VIPERA ASPIS</i> EN CAPTIVITE ..	10
Chapitre I. — TECHNIQUES D'ELEVAGE ET PROBLEMES BIOLOGIQUES.	10
I. — Historique	10
II. — Elevage de <i>Vipera aspis</i> au laboratoire (suppression de l'hivernage)	12
A. — Elevage au laboratoire dans le terrarium isotherme de 14 m2	12
B. — Elevage au laboratoire dans les cages et actographes	15
III. — Elevage dans des terrariums construits dans la nature	23
Conclusion	23
Chapitre II. — MOTIVATION DE LA CAPTURE DES PROIES CHEZ <i>VIPERA ASPIS</i> EN CAPTIVITE	24
I. — Influences de la saison de capture sur la durée du jeûne	25
II. — Influence de la gestation sur la durée du jeûne	27
III. — Influence du groupement sur la prise de la première nourriture	28
Conclusion	29
Chapitre III. — BIOLOGIE DE <i>VIPERA ASPIS</i> EN CAPTIVITE, AVEC SUP- PRESSION EXPERIMENTALE DE L'HIVERNAGE	30
I. — Etude de la nourriture	30
II. — Mues	37
III. — Variations pondérales annuelles	40
IV. — Reproduction	42
Discussion et conclusion	43
DEUXIEME PARTIE. — COMPORTEMENT PREDATEUR	44
I. — Historique	44
Chapitre I. — COMPORTEMENT DE CHASSE ET DE CAPTURE CHEZ <i>VIPERA ASPIS</i>	44
II. — Méthodes expérimentales et matériel utilisé	45

III. — Etude de la chaîne du comportement de chasse	46
IV. — Etude de la première phase du comportement de capture	47
A. — Expériences effectuées avec des Vipères intactes	47
Conclusion	57
B. — Expériences effectuées avec des Vipères privées expérimentalement de certains sens	58
Discussion et conclusion	62
* Etude des facteurs qui déterminent la morsure ou prise de la proie	63
* Nombre de morsures ou prises successives que l'on peut déclencher chez une Vipère par présentation d'une proie ou d'un leurre	66
* Temps séparant la morsure de la mort chez plusieurs Souris mordues successivement par une même Vipère	66
Conclusion	69
V. — Etude de la 2 ^e phase du comportement de capture	70
* Etude de la partie « a » de la 2 ^e phase du comportement de chasse	70
A. — Rôle de la morsure dans le déclenchement de recherche et dans la recherche à la trace de la proie	72
B. — Rôle de l'état de la proie dans le déclenchement de recherche et dans la recherche sur les traces de Souris	77
C. — Localisation, dans la Souris, de substances responsables de la stimulation chimique	80
D. — Trace de Souris ou peau de Souris sur différents substrats	84
E. — Expériences effectuées avec des Vipères expérimentales	85
1 ^o Expériences effectuées avec des Vipères aveuglées	85
2 ^o Expériences effectuées avec des Vipères aux narines obstruées	88
3 ^o Expériences effectuées avec des Vipères dont on a coupé	90
4 ^o Expériences effectuées avec des Vipères aveuglées auxquelles on a coupé les pointes de la langue	91
5 ^o Vipères dont on a cautérisé les organes de Jacobson	94
* Etude de la partie « b » de la 2 ^e phase du comportement de chasse	95
A. — Comportement chez les Vipères normales	95
B. — Déglutition de Souris normales par des Vipères expérimentales	106
* Essais d'extractions des substances attractives hypothétiques à partir des peaux et corps de Souris	109
Discussion et conclusions	109
Chapitre II. — COMPORTEMENT COMPETITIF DE SERPENTS EN PRESENCE D'UNE SEULE PROIE	113
Discussion et conclusion	128
CONCLUSION GENERALE	130
Summary	131
Bibliographie	133

AVANT-PROPOS

Le travail que je présente aujourd'hui a été réalisé grâce à de judicieux conseils et directives.

Qu'il me soit permis de remercier d'abord Monsieur le Professeur VUILLAUME, mon Directeur de Recherches, qui, par sa compétence de chercheur et ses remarquables qualités humaines a suivi, guidé et orienté ce travail tout au long de son évolution. Je lui en suis d'autant plus reconnaissant qu'il est à l'origine de ma carrière de chercheur ; qu'il soit assuré de mon respect le plus sincère et de mon amitié la plus grande.

Je remercierai aussi très sincèrement Monsieur le Professeur CHAUVIN qui m'a fait découvrir et aimer le métier de chercheur. Ce grand homme de Science a su par ses judicieux conseils assurer mes premiers pas et par son sens extraordinaire de l'humain m'a permis de surmonter les périodes de découragements consécutives aux échecs expérimentaux. Depuis, il a toujours suivi mes recherches avec intérêt et a bien voulu faire partie de ce jury.

Je suis également très reconnaissant à Monsieur le Professeur CONDE qui a bien voulu accepter la présidence de ce jury. J'ai pu profiter de ses remarques toujours pertinentes qui m'ont permis de parachever ce travail.

Tous mes remerciements vont également à Monsieur le Professeur GRASSÉ, Membre de l'Institut, qui a assuré le parrainage de mes recherches.

Je ne saurais oublier, non plus, tout ce que je dois, depuis des années, à ceux qui m'ont permis de réaliser mon rêve de chercheur : j'entends mes parents, et aussi mon instituteur qui fut à l'origine de mes études secondaires et qui a toujours fait preuve d'un entier dévouement à mon égard.

Enfin, il m'est agréable de remercier tous ceux qui m'ont apporté une aide morale ou matérielle : ma femme, qui a participé à la dactylographie de cette thèse et qui a assuré les besoins de mon élevage de Vipères au laboratoire malgré le danger qui existe, lors de mes absences dues à l'étude et aux récoltes du matériel expérimental que j'ai effectuées dans la nature ; Monsieur l'abbé PÉRARD qui, malgré l'important travail qu'il devait fournir par ailleurs, a toujours accepté de traduire les publications allemandes dont j'avais besoin pour mener à bien ce travail ; la secrétaire qui a su faire face aux travaux parfois ingrats mais indispensables ; Monsieur LATRICHE, technicien au C.N.R.S., qui a toujours assuré les réalisations techniques dont j'avais besoin pour mon élevage et mes expériences.

INTRODUCTION

La biologie des Reptiles, en particulier celle des Vipères, n'est pas très connue, contrairement à ce que l'on pense. Ces animaux réputés dangereux par tout le monde sont l'objet d'une appréhension certes justifiée mais qui est souvent à l'origine de conclusions hâtives sur leur biologie. Malgré le danger qu'elle présente, la Vipère est reconnue utile, témoin sa réintroduction faite en Tchécoslovaquie pour détruire les Rongeurs.

Les travaux récents de SAINT-GIRONS, DUGUY et ceux plus anciens de BAUMANN, bien qu'importants, laissent de nombreux problèmes non encore résolus.

L'élevage des Vipères en captivité a soulevé de grosses difficultés pratiquement insolubles, pour la plupart des auteurs antérieurs, les animaux refusant de se nourrir en cage. Ayant mis au point une technique d'élevage, nous avons pu entreprendre au laboratoire un travail de recherche fondamental qui nous a permis d'étudier en particulier leur comportement de chasse et de capture des proies.

Dans le travail qui suit, nous envisagerons dans une première partie nos techniques et conditions d'élevage dans la nature et au laboratoire et quelques problèmes biologiques.

Dans une seconde partie, nous étudierons le curieux comportement des Vipères au moment de la recherche de la nourriture et de la capture des proies. Nous aborderons aussi l'étude de comportements compétitifs particuliers.

PREMIERE PARTIE

BIOLOGIE DE *VIPERA ASPIS* EN CAPTIVITE

CHAPITRE I

TECHNIQUES D'ELEVAGE ET PROBLEMES BIOLOGIQUES

I. — HISTORIQUE

Nous rappellerons brièvement les principales données de la littérature sur l'alimentation, les mues et la reproduction des Serpents, en particulier des Vipéridés, en captivité.

A. — ALIMENTATION

L'alimentation des Serpents en captivité a toujours intéressé les herpétologistes qui ont rencontré parfois de grandes difficultés dans ce domaine. Selon certains auteurs, les Vipères refusent en général de se nourrir en captivité, la prise de nourriture étant exceptionnelle (SPRENGEL, 1732 ; SOUBEIRAN, 1855 ; KAUFMANN, 1893 ; DITMARS, 1912 ; ANGEL, 1950). LACEPEDE (1850), GADOW (1901), LEUTSCHER (1953) arrivent aux mêmes conclusions pour *Vipera berus* ainsi que BOULENGER (1913), ROLLINAT (1934), SALGUES (1937), BODEAU (1941), ANGEL (1946), PHISALIX (1949), SAINT GIRONS (1952) pour *Vipera aspis*. Quelques auteurs ont cependant réussi à nourrir des Vipères en captivité : leur régime est quelquefois un peu différent du régime naturel. Parfois, la prise de nourriture est précédée d'un long jeûne. On peut citer ici R. SCHWEIZER (1910) pour *Vipera amodytes*, KOPSTEIN (1914) pour *Vipera macrops* et *Vipera ursinii*, BALOZET (1957) pour *Vipera lebetina*, HANAU (1898), REUSS (1923), KOSTER (1932), SMITH (1951), GOOCH (1964) pour *Vipera berus* ; ROLLINAT (1902), BAUMANN (1929), GRABER (1916), H. SCHWEIZER (1921), MERTENS (1), M^{me} BAUDOUIN (2), KRATZER (3), H. SCHWEISER (4), STEMLER-GYGER (5) pour *Vipera aspis*.

Le problème de l'alimentation des Serpents en captivité a été abordé par différents auteurs, chez d'autres espèces plus ou moins éloignées des Vipères ; nous en énumérerons quelques-uns : WILLIAMS (1892) chez *Crotalus adamanteus* ; STORER et WILSON (1932) chez *Crotalus confluentus* ; FALCK (1940) chez *Crotalus lepidus* ; MEADE (1940) chez *Lampropeltis triangulum amaura* ; CARSON (1945) chez *Drymarchon corais couperi*.

Des auteurs ont essayé d'expliquer les échecs constatés dans l'alimentation des Serpents en captivité. MITCHELL et POCKOCK (1907) affirment que tous les Serpents, même dans une pièce chauffée artificiellement, se nourrissent moins volontiers et quelques-uns pas du tout durant l'hiver. Les conditions dans lesquelles sont les Serpents (température, cages, etc.) jouent un rôle important dans la prise de nourriture. Les Serpents captifs acceptent mieux les proies mortes que vivantes (MITCHELL et POCKOCK, 1907 ; KAUFFELD, 1953 ; KLAUBER, 1956). Selon SCHMIDT et INGER (1960), les blessures occasionnées au cou chez *Vipera berus* lors de la capture les empêchent habituellement de s'alimenter normalement. Il est parfois possible d'améliorer ou de provoquer la prise de nourriture en captivité (LOWE, 1943 ; HEDIGER, 1953).

B. — MUES

Nous envisagerons maintenant le problème de la mue chez les Serpents. En captivité, le nombre des mues est variable selon l'âge, l'état de santé, les conditions expérimentales et l'abondance de nourriture acceptée (STABLER, 1939 ; ANGEL, 1950 ; KLAUBER, 1956). Il peut y avoir un ralentissement et même un arrêt du processus de rénovation épidermique (BOBEAU, 1941). Le nombre de mues peut être le même que dans la nature (BALOZET, 1957 ; MENDELSON, 1963), mais il augmente si les Serpents sont maintenus toute l'année à la même température, sans hivernage (STABLER, 1939). Les Serpents blessés peuvent muer plus fréquemment (PERKINS, 1950).

C. — REPRODUCTION

Certaines Vipères ne se sont pas reproduites en captivité : *Vipera lebetina* (BALOZET, 1957), *Vipera berus* (MARIAN, 1963). Par contre, des auteurs signalent la reproduction de *Vipera berus* (REUSS, 1923 ; KOSTER, 1932) et de *Vipera aspis* (GRABER, 1916 ; H. SCHWEIZER, 1921 ; STEMLER-GYGER, in *litteris* le 2-9-1965). La gestation de *Vipera aspis* est plus courte en captivité que dans la nature (BAUMANN, 1929), mais elle peut être anormale : arrêt, involution et résorption des embryons (BOBEAU, 1941). Beaucoup de ♀ se nourrissent moins ou pas du tout durant la gestation (ROLLINAT, 1902 ; KAUFFELD, 1953).

(1), (2), (3), (4), (5) : renseignements in *litteris*. (1) le 24-5-1965 ; (2) le 15-6-1965 ; (3) le 16-6-1965 ; (4) le 5-7-1965 ; (5), le 2-9-1965.

II. — ELEVAGE DE *VIPERA ASPIS* AU LABORATOIRE (SUPPRESSION DE L'HIVERNAGE)

Toutes les considérations sur la biologie des Vipères en captivité, qui font l'objet de nombreuses imprécisions et contradictions dans la littérature, nous ont amenés à reprendre ce problème. Dans presque tous les cas, les auteurs ne donnent pas toutes les précisions utiles quant au nombre des Vipères gardées dans les cages, aux dimensions de ces cages et aux conditions (lumière, humidité, température en particulier) dans lesquelles les animaux sont placés. Des données beaucoup plus précises, mais encore inédites nous ont été communiquées très récemment par deux herpétologistes suisses, KRATZER et G. SCHWEIZER (*in litteris* 16-6-1965 et 5-7-1965).

Nous avons donc placé des Vipères dans différentes conditions :

1) *au laboratoire* : dans des cages de $0,50\text{ m} \times 0,50\text{ m} \times 0,50\text{ m}$ ($0,25\text{ m}^2$), dans deux actographes de $1,50\text{ m} \times 0,50\text{ m} \times 0,50\text{ m}$ ($0,75\text{ m}^2$) et dans un terrarium isotherme de 14 m^2 .

2) *dans la nature* : dans 3 terrariums de $6\text{ m} \times 6\text{ m}$ (36 m^2).

A. — ELEVAGE AU LABORATOIRE DANS UN TERRARIUM ISOTHERME DE 14 m^2

1. — AMÉNAGEMENT.

Nous avons utilisé « une basse cave » grossièrement rectangulaire de 14 m^2 de surface (fig. 1), entièrement obscure et éclairée par 4 lampes de 200 W à 2,50 m du sol, donnant une luminosité de 1 000 lux environ au niveau du substratum.

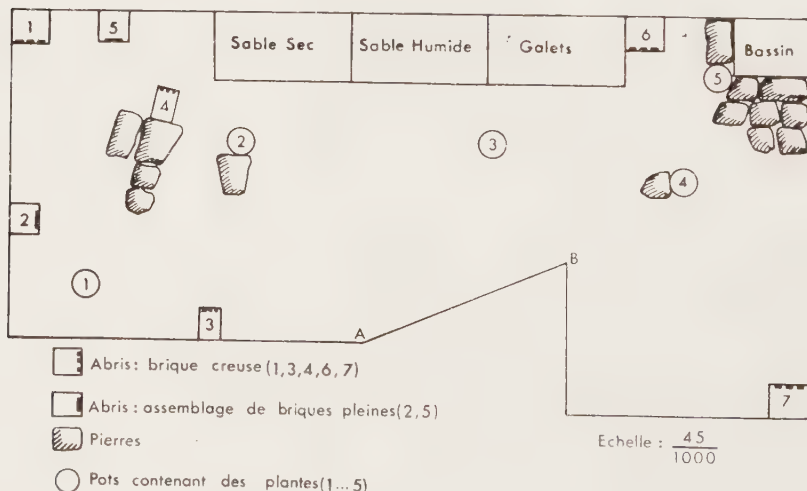


Fig. 1. — Plan schématique du terrarium de 14 m^2 utilisé au laboratoire.

AB : Ouverture partiellement fermée donnant accès au terrarium. Le substratum est composé d'une couche de 5 cm environ d'un mélange de sable et galets de fleuve sauf sur les encadrements indiqués.

2. — CONDITIONS EXPÉRIMENTALES.

Les conditions expérimentales sont à peu de chose près identiques toute l'année. Un thermo-baro-hydrographe Richard, placé pour des raisons pratiques à 0,90 m du sol, ainsi que la sonde d'un thermomètre enregistreur placée sur les pierres, sous les infra-rouges, nous indiquent en permanence les conditions climatiques.

Le même rythme nycthéméral est établi à l'aide d'un interrupteur horaire: 2 radiateurs à infra-rouge et le système d'éclairage fonctionnent pendant le jour (8 h - 20 h) et sont arrêtées durant la nuit. Le substratum du terrarium est arrosé abondamment 2 fois par semaine, sauf l'encadrement contenant du sable sec.

Nous avons choisi 4 enregistrements répartis sur l'année et correspondant à peu près à la période la plus caractéristique de chacune des saisons (fig. 2 et 3).

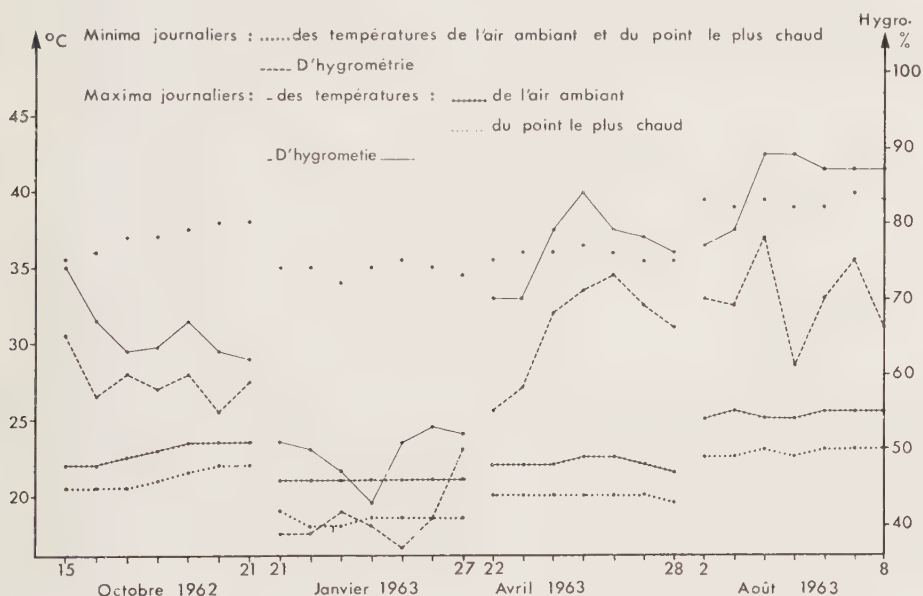


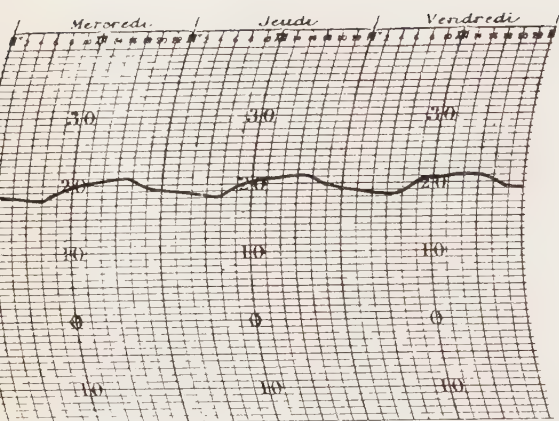
Fig. 2. — Courbes des maxima et minima journaliers des températures de l'air ambiant, du point le plus chaud et d'hygrométrie obtenus, au cours des 4 semaines choisies dans l'année, dans le terrarium au laboratoire (1).

La température de l'air ambiant est caractérisée par une faible amplitude journalière variant légèrement suivant les périodes considérées, tandis que l'amplitude hebdomadaire reste constante (fig. 2). L'allure des courbes de température de l'air ambiant est toujours

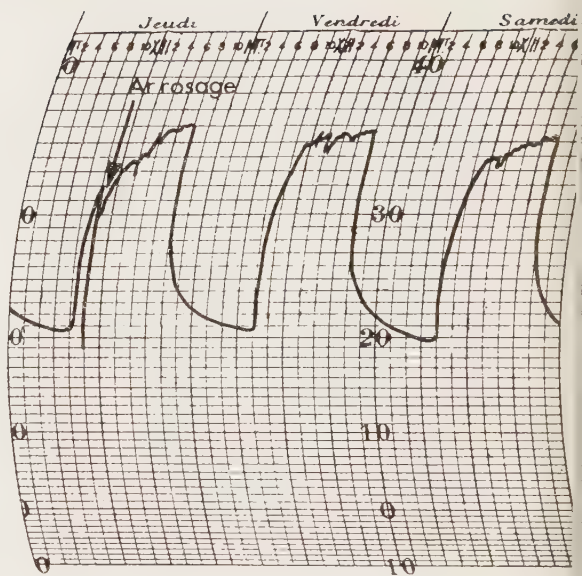
(1) Légende commune aux figures 2 et 4:

— En abscisses: les dates.

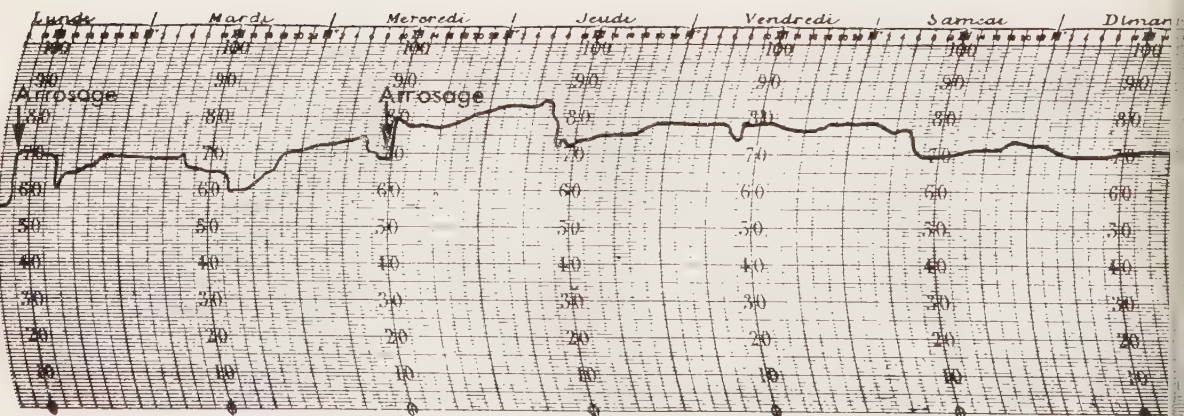
— En ordonnées: à gauche: la température en degrés;
à droite: le pourcentage d'hygrométrie.



1



2



3

Fig. 3. — Echantillons de courbes enregistrées dans le terrarium, au laboratoire.

- 1) — Température de l'air ambiant (du 23 au 25 janvier 1963).
- 2) — Température du point le plus chaud (du 25 au 27 avril 1963).
- 3) — Hygrométrie (du 22 au 28 avril 1963).

analogue, caractérisée par une rythmicité journalière en relation avec le déclenchement de l'interrupteur horaire (1, fig. 3).

Les courbes hygrométriques sont irrégulières et ne montrent pas de périodicité journalière (3, fig. 3). Les maxima et les minima journaliers sont très variables et par là même les amplitudes (fig. 2). Cependant sur toutes les courbes hygrométriques, on remarque nettement les 2 arrosages hebdomadaires qui se traduisent par des élévations brusques d'hygrométrie (3, fig. 3). Indépendamment des arrosages bi-hebdomadaires nous enregistrons des variations saisonnières importantes.

Les courbes des températures du point le plus chaud montrent une périodicité journalière analogue à celles de la température ambiante (2, fig. 3). On note une élévation brusque de température et une chute aussi brusque lors des déclenchements de l'interrupteur horaire. La figure 2 nous montre que les minima et les maxima journaliers sont assez constants, bien qu'ils soient plus ou moins élevés suivant les périodes considérées. Les amplitudes journalières sont importantes.

Dans les conditions que nous venons d'exposer, la latence hivernale est supprimée chez les Vipères. Elles présentent toujours une activité normale, se nourrissent et muent. Ces conditions d'élevage sont d'une très grande importance, car elles permettent de travailler toute l'année sur des Vipères actives alors que, dans des conditions naturelles, l'activité est réduite au printemps, à l'été et une partie de l'automne.

Il faut remarquer que, malgré la suppression de la latence hivernale et l'activité permanente, les Vipères se portent très bien. Le comportement n'est pas perturbé par ces modifications du rythme annuel, comme nous le montrent des expériences faites, à titre de comparaison, en hiver dans cette cave et au printemps ou en été en terrarium dans la nature.

B. — ELEVAGE AU LABORATOIRE DANS LES CAGES ET ACTOGRAPHES

Les cages et actographes sont placés dans un box construit à l'intérieur du laboratoire, la température de l'air ambiant et l'hygrométrie de ce compartiment sont mesurées au niveau du plancher des cages, à 1 m du sol.

Un interrupteur horaire assure le rythme nycthéméral (12 h de jour, 12 h de nuit). Le seul éclairage du box est celui des cages. Deux bacs pleins d'eau augmentent l'hygrométrie.

Là encore, nous avons choisi 4 enregistrements répartis sur l'année, correspondant à la période la plus caractéristique de chaque saison dans les conditions naturelles.

La comparaison des résultats obtenus (fig. 4) avec ceux du terrarium, nous montre que les moyennes des amplitudes journa-

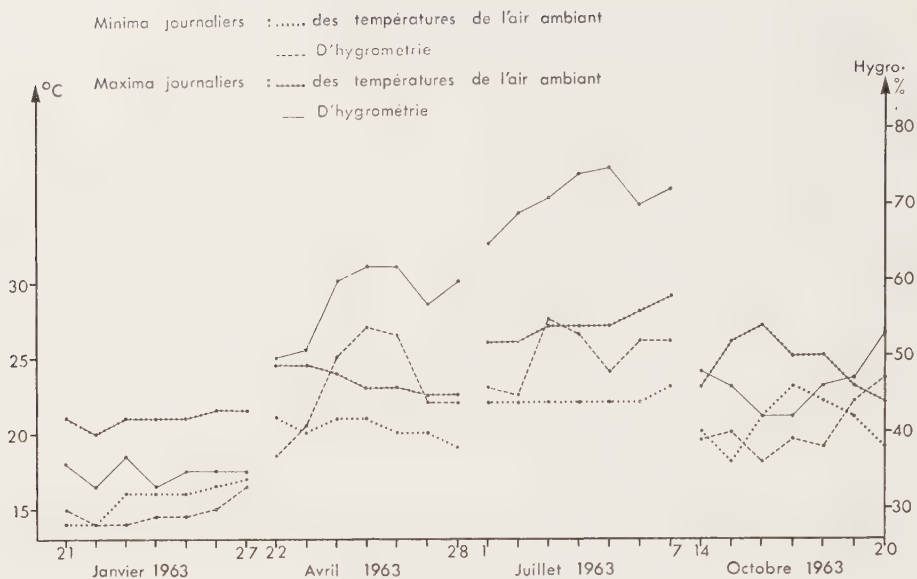


Fig. 4. — Courbes des maxima et minima journaliers des températures de l'air ambiant et d'hygrométrie obtenus au cours des 4 semaines choisies dans la pièce contenant les cages et actiographes.

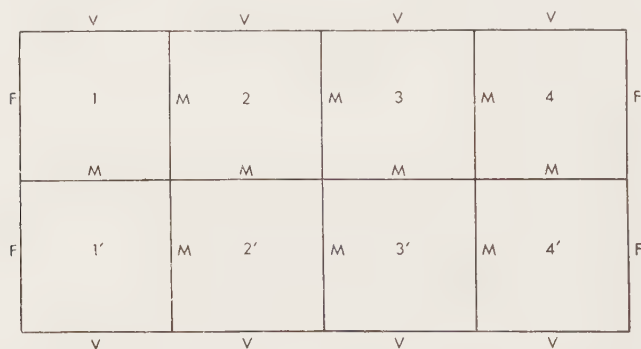


Fig. 5. — Disposition schématique de l'ensemble des 8 cages du laboratoire.

Les cages 1 - 2 - 1' - 2' possèdent une résistance chauffante en plus de la lampe.

Les cloisons M faites de contre-plaqué sont amovibles grâce à des glissières verticales permettant toutes les combinaisons de surface de 0,25 m² à 2 m².

Les parois F également faites de contre-plaqué sont fixes.

Les parois V faites de verre sont mobiles verticalement.

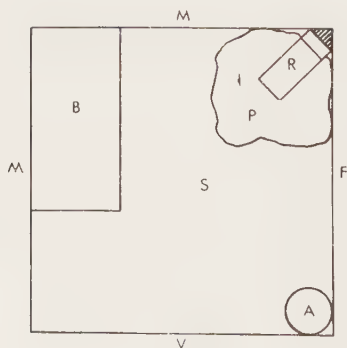


Fig. 6. — Schéma de l'aménagement de la cage 1:

A — Cristallisateur contenant de l'eau.

B — Brique creuse servant d'abri.

F — Paroi de contre-plaqué fixe.

M — Paroi de contre-plaqué mobile verticalement.

P — Pierre plate sous la résistance.

R — Résistance électrique chauffante à 15 cm de la pierre plate.

S — Substratum composé de très petits graviers.

lières des températures de l'air ambiant sont plus irrégulières et surtout plus considérables. L'amplitude hebdomadaire, plus élevée, n'est pas constante. Les courbes de température de l'air ambiant présentent la même rythmicité journalière avec en plus quelques irrégularités. L'hygrométrie, qui est encore très variable, est moins élevée que dans le terrarium isotherme.

1. — CONDITIONS RÉALISÉES DANS LES CAGES.

Caractéristiques des cages utilisées

Nous possédons 8 cages de 0,50 m $\times$ 0,50 m $\times$ 0,50 m, disposées en 2 rangées symétriques par rapport à la cloison médiane (fig. 5). Le dessus des cages est formé d'une porte coulissante horizontalement, en grillage soudé à mailles carrées de 6 mm de côté. Chaque cage est aménagée de la même manière (fig. 6), mais les 4 cages (3, 4, 3' et 4') ne possèdent pas de résistance électrique. L'éclairage de chaque cage est assuré par une lampe de 100 W avec réflecteur, placée environ à 45 cm au-dessus de chaque abri et donnant en moyenne 750 lux au sol. Ces lampes déterminent un point chaud dans chaque cage.

Températures relevées sur la brique, sous la lampe (fig. 7)

a) *Cages sans résistance chauffante*: (fig. 7: C3, C4, C2'-R, C3, C4').

La lampe produit le seul point chaud. Les courbes de températures présentent une rythmicité journalière nette analogue à celle des cages avec résistance.

b) *Cages avec résistance chauffante*: (fig. 7: C1, C2, C1').

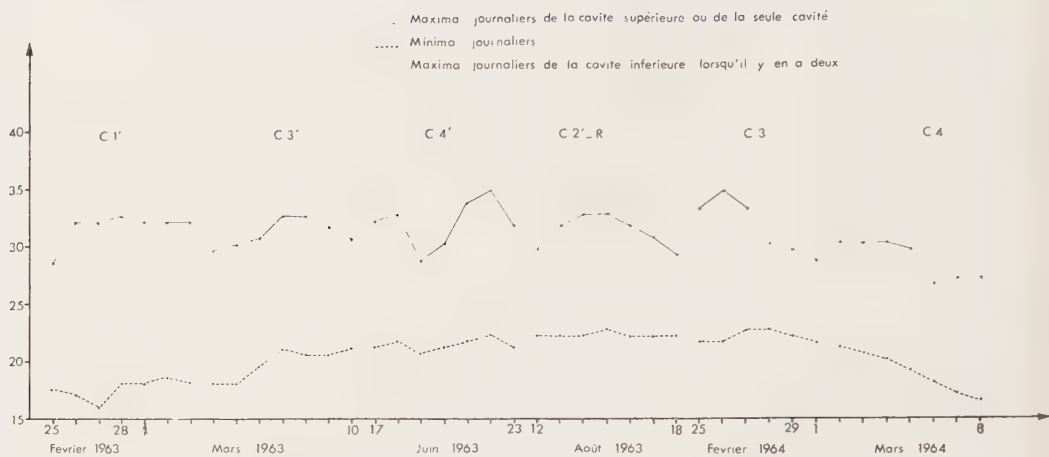
La lampe constitue le deuxième point chaud de ces cages, mais la température y est toujours inférieure à celle de la pierre plate sous la résistance. La figure 8 (B) représente une partie de courbe de température, enregistrée dans la cage 2.

Températures relevées sur la pierre plate, sous la résistance (fig. 9)

La rythmicité journalière est très nette. On remarque aussi la grande amplitude journalière ainsi que certaines irrégularités dans les maxima (fig. 8, A).

Températures enregistrées à l'intérieur de l'abri

Le peu d'enregistrements réalisés dans les cages avec résistances ne nous permettent pas de faire une séparation nette entre ces cages et celles qui n'en possèdent pas. Toutefois, ici encore les maxima sont légèrement supérieurs dans les cages avec résistance



Légende commune aux figures 7, 9, 10, 11 et 12:

— En abscisses: les dates.

— En ordonnées: la température en degrés.

Fig. 7. — Températures maximales et minimales journalières obtenues sur la brique, sous la lampe des cages.

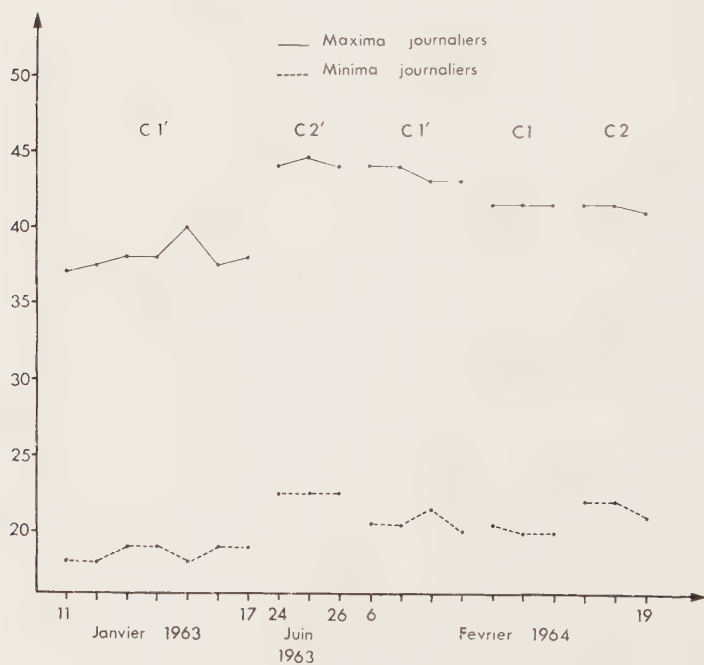
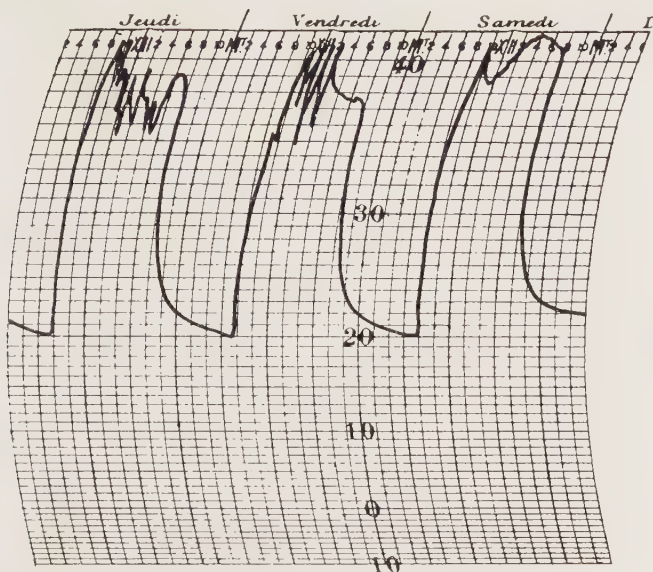
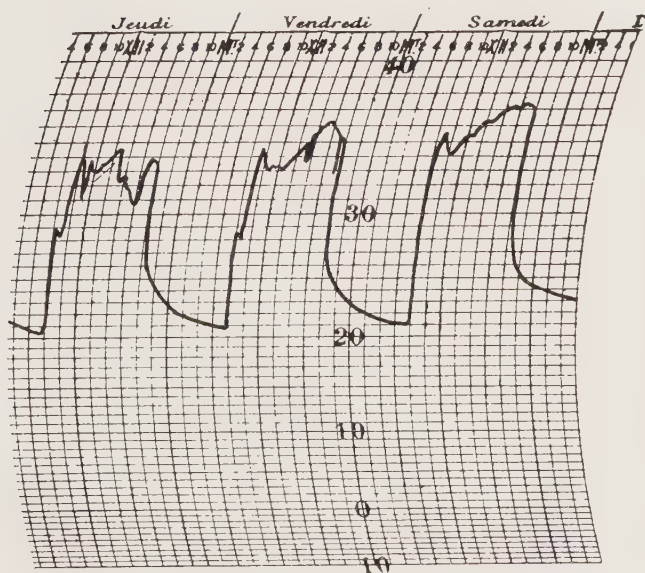


Fig. 9. — Températures maximales et minimales journalières obtenues sur la pierre plate, sous la résistance des cages 1, 2, 1', 2'.



A

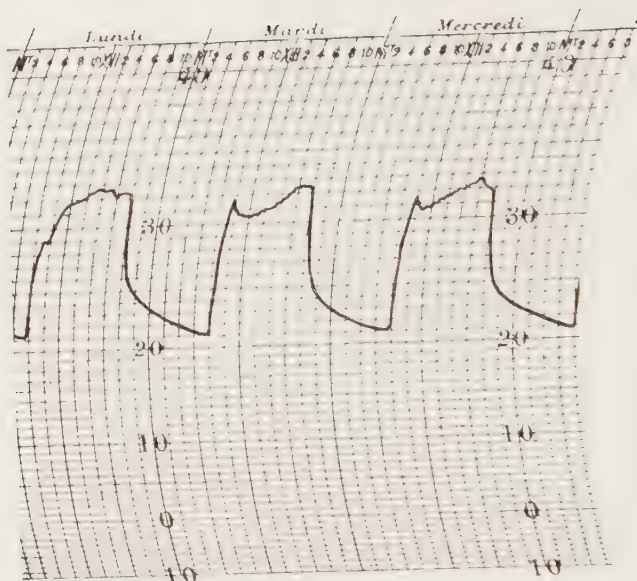


B

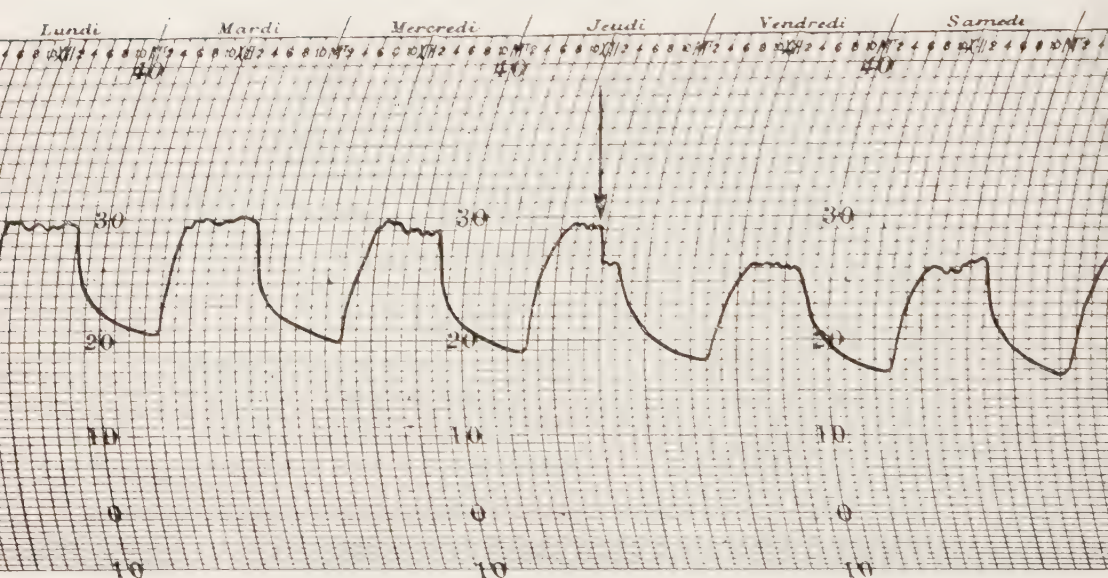
Fig. 8. — Echantillons de courbes enregistrées dans les cages, au laboratoire.

A) — Température obtenue sur la pierre plate; sous la résistance de la cage 1 (du 13 au 15 février 1964).

B) — Température obtenue sur la brique, sous la lampe de la cage 2 (du 20 au 22 février 1964).



C



D

Fig. 8 (suite). C) — Température obtenue sur le substratum, près de l'abreuvoir, le long de la vitre de la cage 2 (du 17 au 19 février 1964).
 D) — Température obtenue dans la brique, sous la lampe de la cage 4 (du 2 au 8 mars 1964).
 — La partie à gauche de la flèche correspond aux cavités supérieures.
 — La partie à droite de la flèche correspond aux cavités inférieures.
 — La flèche indique le changement de la sonde thermométrique.

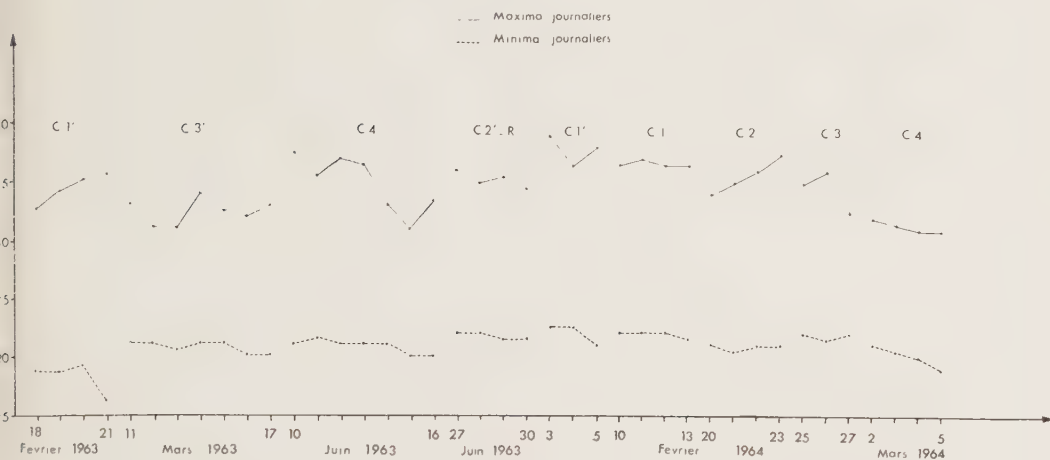


Fig. 10. — Températures maximales et minimales journalières obtenues dans la brique sous la lampe.

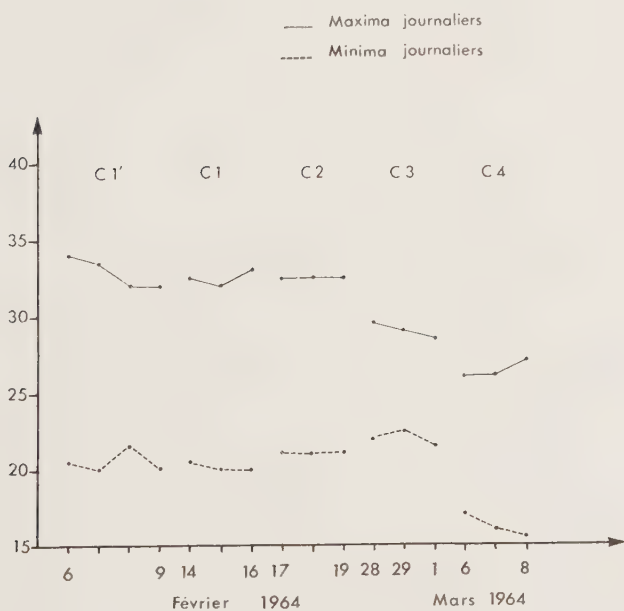


Fig. 11. — Températures maximales et minimales journalières obtenues sur le substratum le long de la vitre près de l'abreuvoir.

(fig. 10). Dans les briques possédant des cavités à 2 étages, les enregistrements montrent des maxima légèrement plus faibles et parfois les minima, dans la cavité inférieure (fig. 8, D ; fig. 10, C3, C4).

Températures enregistrées le long de la vitre près de l'abreuvoir (fig. 11)

a) *Cages sans résistance* (fig. 11, C3, C4).

b) *Cages avec résistance* (fig. 8 ; fig. 11, C1, C2, C1').

La courbe de température est analogue à la précédente ; dans ces deux cas c'est le point le plus froid.

Dans toutes les cages, la moyenne des températures minimales (fig. 12) est indépendante de l'endroit de la cage et à peu près constante ; elle ne varie qu'entre 19 et 21° C. Par contre la moyenne des maxima est étroitement liée à l'endroit où la température est enregistrée. Elle croît rapidement de l'endroit le plus froid (27,7° C le long de la vitre des cages sans résistances) au plus chaud de la cage (41° C sous la résistance). L'amplitude moyenne varie dans le même sens que les maxima passant de 8,6 à 20,7° C.

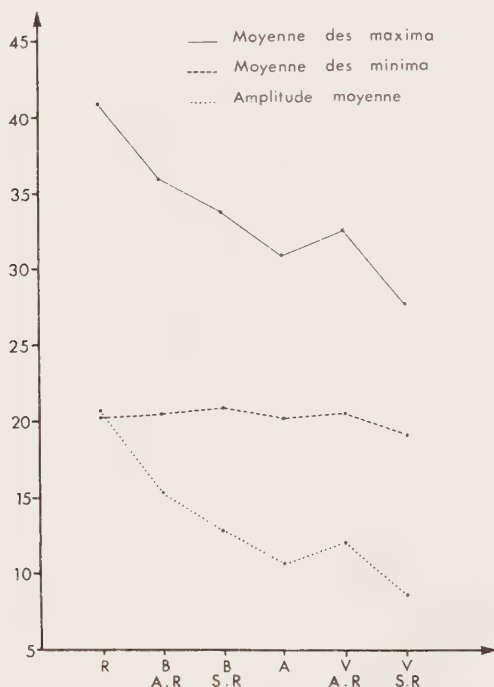


Fig. 12. — Comparaison des moyennes des maxima et minima, de l'amplitude moyenne obtenues aux différents endroits des cages.

R. Température sous la résistance électrique.

B. (A. R.) Température sur la brique, sous la lampe, des cages avec résistance.

B. (S. R.) Température sur la brique, sous la lampe des cages sans résistance.

A. Température dans l'abri (brique).

V. (A. R.) Température du substratum le long de la vitre des cages avec résistance.

V. (S. R.) Température du substratum le long de la vitre des cages sans résistance.

2. — CONDITIONS RÉALISÉES DANS LES ACTOGRAPHES.

Dans ces appareils pourvus d'un éclairage et d'une résistance chauffante, nous avons fait varier lumière et chauffage dans de très grandes limites pour étudier l'activité d'un couple de Vipères aspic. Le détail de ces expériences sera exposé dans une note ultérieure.

III. — ELEVAGE DANS DES TERRARIUMS CONSTRUITS DANS LA NATURE

Trois terrariums identiques de 36 m² (6 m × 6 m) ont été aménagés: un à Bures-sur-Yvette (S.-et-O.), un près de Nancy et un autre à Léré (Loire-Atl.). Le détail de l'aménagement de ces terrariums a été exposé en détail dans une autre note (NAULLEAU, 1964). Les Vipères s'y trouvaient dans des conditions climatologiques naturelles et se comportaient comme leurs congénères libres, du point de vue de la latence hivernale et de l'activité.

Les comportements étaient analogues dans les conditions naturelles et artificielles au laboratoire. Nous avons obtenu la reproduction d'une ♀ du terrarium isotherme. Ce critère, en particulier, nous permet de supposer que nos conditions d'élevage sont convenables et que les résultats concernant la biologie de ces animaux au laboratoire ne sont pas entachés de graves erreurs dues aux conditions particulières d'élevage. Les résultats obtenus, concernant les variations pondérales annuelles, les mues, les prises de nourriture, etc., feront l'objet du chapitre III.

CONCLUSION

Les Vipères élevées au laboratoire ont été mises dans 3 conditions différentes:

- 1° — dans des cages de 0,50 m × 0,50 m × 0,50 m (0,25m²);
- 2° — dans deux actographes de 1,50 m × 0,50 m × 0,50 m (0,75 m²);
- 3° — dans un terrarium isotherme à peu près rectangulaire (14 m²).

Le même rythme nycthéral était établi: 12 h de jour (8 h-20 h), 12 h de nuit.

La moyenne des températures variait de la manière suivante:

— Pour l'air ambiant de 18,2° C à 24,2° C dans les 2 premiers cas et de 20,1° C à 23,1° C dans le dernier.

— Pour le point le plus chaud des cages pourvues d'une résistance chauffante de 20,3 C à 41° C et de 20,9° C à 33,6° C dans celles qui n'en possèdent pas.

— Pour le point le plus chaud du terrarium isotherme de 20,1° C à 37,5° C.

L'hygrométrie variait en moyenne de 36,5 % à 56,7 % dans les cages et actographes et de 52 % à 75 % dans le terrarium.

Dans ces conditions l'hivernage des Vipères est supprimé.

Les Vipères élevées dans les terrariums de 36 m² (6 m × 6 m) étaient dans les conditions climatologiques naturelles. Les animaux montraient ainsi une période d'hivernage et une d'activité comme leurs congénères libres.

CHAPITRE II

MOTIVATION DE LA CAPTURE DES PROIES CHEZ *VIPERA ASPIS* EN CAPTIVITE

Nous avons vu que la plupart des auteurs ayant abordé le problème de la nutrition chez la Vipère aspic considèrent qu'il est très difficile sinon impossible de la nourrir en captivité. Ceux qui signalent des prises de nourriture spontanées ne donnent aucune précision quant aux conditions dans lesquelles les Vipères sont mises, tel BAUMANN (1929). Cet auteur dit que des animaux arrivés au printemps « maintenus dans des cages d'habitation partiellement chauffées pouvaient prendre des proies après quelques semaines. »

Nous avons ainsi été amené à reprendre systématiquement le problème de la nutrition chez *Vipera aspis* en captivité de manière à préciser au mieux les conditions expérimentales et plus particulièrement la durée de jeûne séparant la date de la capture de la première prise de nourriture spontanée en captivité, en fonction des conditions expérimentales : espace, groupement, saison à laquelle sont effectuées les captures. L'étude a été faite au laboratoire dans les cages et conditions décrites précédemment. Dans nos résultats, nous ne tenons pas compte de la durée de jeûne que les Vipères ont pu subir avant leur capture dans la nature. Nous n'avons aucune possibilité d'évaluer cette durée.

I. — INFLUENCE DE LA SAISON DE CAPTURE SUR LA DUREE DU JEUNE

1. — Vipères capturées au printemps (tableau 1).

Si l'on excepte le cas de la ♀ 4', fécondée lors de sa capture et qui n'a pris sa première nourriture qu'après la parturition, la durée de jeûne de ces Vipères est relativement courte ; elle est en

V. ASPICS	Capture		Conditions expérimentales	Groupement	Date	1 ^{re} nourriture (N) ou mort (M)	Durée du jeûne à partir de la capture (en jours)
	Date	Lieu					
♂ 1'	13 avril 1963	Legé (L.-Atl.)	Cage Legé Cage 1 Nancy	env. 30 Serpents seul	13 avril 1963 19 avril 1963	N. 23 avril 1963	10
♂ 10	12 mai 1963	Pierre la Treiche (M.-et-M.)	Cage 1 Nancy	2 ♂ (1 et 2)	13 mai 1963	N. 19 juin 1963	38
♂ 3'	12 avril 1963 avec ♀ 4	Legé	Cage Legé Cage 2 Nancy	env. 30 Serpents ♂ 3 et ♀ 4	12 avril 1963 19 avril 1963	N. 18 mai 1963	35
♀ 4' gestante	12 avril 1963 avec ♂ 3	Legé	Cage Legé Cage 2 Nancy	env. 30 Serpents ♂ 3 et ♀ 4	12 avril 1963 19 avril 1963	Naissance de 2 vipères entre le 5 juillet et 12 août 1963 N. 11 octobre 1963	180
♂ 7'	19 mai 1963	Pierre la Treiche	Cage 2' Nancy	3 ♂ (7, 8 et 9)	20 mai 1963	N. 5 juin 1963	17
♂ 8'	»	»	»	»	»	»	»
♂ 9'	»	»	»	»	»	»	»
♂ 10'	13 avril 1963	Legé	Cage Legé Cage 3' Nancy	env. 30 Serpents 2 ♂ (10 et 11)	13 avril 1963 19 avril 1963	N. 3 mai 1963	20
♂ 11'	12 avril 1963	Legé	Cage Legé Cage 3' Nancy	env. 30 Serpents 2 ♂ (10 et 11)	12 avril 1963 19 avril 1963	N. 3 mai 1963 M. 20 août 1963	120
♂ 14'	13 avril 1963 avec ♀ 23	Legé	Cage Legé Cage 4 Nancy	env. 30 Serpents ♂ 14 et ♀ 15	13 avril 1963 19 avril 1963	N. 10 mai 1963	27
♀ 15'	13 avril 1963 avec ♂ 14	Legé	Cage Legé Cage 4 Nancy	env. 30 Serpents ♂ 14 et ♀ 15	13 avril 1963 19 avril 1963	N. 10 mai 1963 M. 24 juillet 1963	101

TABLEAU 1. — Etude des Vipères capturées au printemps

V. ASPICS	Capture	Conditions expérimentales	Groupements	Date	1 ^{re} nourriture (N) ou mort (M)	Durée du jeûne à partir de la capture (en jours)
5'	25 sept. 1962	Legé (L-Atl.)	env. 10 Aspics env. 10 Aspics	25 sept. 1962 2 octobre 1962	N. 23 nov. 1962	59
♂ 6'	25 sept. 1962	Legé	seul env. 10 Aspics env. 10 Aspics	3 novembre 1962 25 sept. 1962 2 octobre 1962	N. 28 janv. 1963	123
♂ 12'	25 sept. 1962	Legé	seul env. 10 Aspics	3 novembre 1962 25 sept. 1962 2 octobre 1962	N. 23 avril 1963	208
♂ 16'	25 sept. 1962	Legé	♂ 12 et ♀ 13 env. 10 Aspics »	3 novembre 1962 25 sept. 1962 2 octobre 1962	N. 23 avril 1963	208
		0,90 ^m x 1 ^m x 0,50 ^m Cage 3 Nancy	5 Aspics seul	3 novembre 1962 5 décembre 1962		
♂ 17'	5 octobre 1963	Legé	8 Aspics 5 ♂ 3 ♂	8 octobre 1963 15 octobre 1963 22 octobre 1963	N. 28 nov. 1963	54
♂ 18'	5 octobre 1963	Legé	8 Aspics 5 ♂ 3 ♂	8 octobre 1963 15 octobre 1963 22 octobre 1963	N. 7 nov. 1963	33
♂ 19'	»	»	8 Aspics 3 ♂ et 1 ♀ 2 ♂ et 1 ♀	8 octobre 1963 15 octobre 1963 22 octobre 1963	N. 7 nov. 1963	33
♂ 21'	»	»	8 Aspics 5 ♂ 3 ♂	8 octobre 1963 15 octobre 1963 22 octobre 1963	N. 19 nov. 1963	45
♂ 22'	»	»	8 Aspics 5 ♂ 3 ♂	8 octobre 1963 15 octobre 1963 22 octobre 1963	N. 27 nov. 1963	53
♂ 23'	»	»	8 Aspics 3 ♂ et 1 ♀ 3 ♂	8 octobre 1963 15 octobre 1963 22 octobre 1963	N. 24 janv. 1964	109
♀ 20'	»	»	8 Aspics 3 ♂ et 1 ♀ 2 ♂ et 1 ♀	8 octobre 1963 15 octobre 1963 22 octobre 1963	N. — M. 16 déc. 1963	71
♀ 13'	25 sept. 1962	»	env. 10 Aspics »	25 sept. 1962 2 octobre 1962	N. — M. 21 mars 1963	176
		Cage 4' Nancy	♂ 12 et ♀ 13	3 novembre 1962		

TABLEAU 2. — Etude des Vipères capturées à l'automne

moyenne de 23 jours. Cette valeur, même si l'on y inclus le cas de la ♀ 4' gestante, est très inférieure à celle obtenue par BAUMANN (1929) (68 jours), dans des conditions qu'il ne précise pas. Cette différence se trouve encore accentuée du fait que nous comptons la durée du jeûne de nos Vipères, de la date de capture à la première prise de nourriture, et non comme BAUMANN (1929), à partir de la date de mise en expérience des sujets. Ainsi, en comptant la durée de jeûne comme l'a fait BAUMANN, celle-ci serait encore diminuée de quelques jours dans nos résultats.

2. — Vipères capturées à l'automne (tableau 2).

Le nombre des Vipères considérées étant du même ordre que précédemment, la comparaison des résultats nous est possible. La durée moyenne de jeûne augmente considérablement dans ce cas. Elle est 4 fois plus longue que chez les Vipères capturées au printemps: 93 jours au lieu de 23.

II. — INFLUENCE DE LA GESTATION SUR LA DUREE DU JEUNE

(Tableau 1)

BAUMANN (1929), lorsqu'il étudie la durée du jeûne, ne précise pas le sexe de ses Vipères. Dans l'état actuel de nos recherches, il nous est impossible de considérer la durée du jeûne en fonction de sexe des Vipères capturées, car le nombre des ♀ mises en expériences est insuffisant. Cependant, nous devons signaler que des ♀ capturées gestantes n'acceptent de prendre leur première nourriture, en captivité, qu'après la parturition. C'est le cas de la ♀ 4' (tableau 1) et de 2 autres ♀ capturées en Loire atlantique à la fin du printemps; ces 2 dernières ♀ sont mises dans 2 cages au laboratoire, l'une le 28 juin 1964 avec 2 ♂, l'autre le 8 juillet 1964 avec 2 ♀; la première a mis bas le 31 juillet 1964 et a pris sa 1^{re} nourriture le 12 août 1964, la seconde a mis bas le 31 août 1964 et n'a pris sa 1^{re} nourriture que le 21 octobre 1964.

D'après ROLLINAT (1903), « les femelles adultes dont les embryons se développent dans les oviductes, mangent moins à la fois que les autres Vipères, mâles ou jeunes non encore en état de se reproduire; la place occupée par les œufs qui augmentent de volume à mesure que les embryons grossissent, ne leur permet pas de se gorger de nourriture; aussi elles maigrissent généralement un peu pendant les derniers temps du développement: elles se rattrapent ensuite lorsqu'elles ont évacué le contenu de leurs oviductes et

elles engraisissent rapidement. » Nos observations faites dans la nature concordent avec celles de ROLLINAT. Ainsi, la faible motivation de prise de nourriture pendant la gestation expliquerait l'absence de prise de nourriture en captivité durant celle-ci. Par contre, après la parturition, la motivation intense provoquerait la première prise de nourriture en captivité.

III. — INFLUENCE DU GROUPEMENT SUR LA PRISE DE LA PREMIERE NOURRITURE

Nombre de cages en expérience	4	3	2	4	3	1	1	2
Nombre de Vipères par cage	4	2	2	3	3	3	4	11
Répartition des sexes :								
♂	3	1	2	2	3	0		
♀	1	1	0	1	0	3		
Nombre de Vipères qui se sont nourries pendant la durée du groupement	4	4	2	4	8	3	1	2

Les quelques observations que nous avons pu faire pour étudier l'influence du groupement sur la première prise de nourriture montrent que celui-ci intervient peu.

DISCUSSION

Les Vipères capturées au printemps acceptent de prendre leur première nourriture en captivité en moyenne après 23 jours. Elles se nourrissent ensuite plus ou moins toute l'année comme nous le verrons dans le chapitre suivant, en particulier pendant la période normale d'hivernage (entre novembre et février). Par contre les Vipères capturées à l'automne, mises dans des conditions thermiques à peu près identiques aux précédentes ne commencent à se nourrir en captivité qu'après 93 jours en moyenne. Elles ne prennent par conséquent leur première nourriture qu'au début de l'année suivant la capture. STEMMLER-GYGER (*in litteris* du 2-9-1965) a déjà observé ce phénomène. Comment expliquer la durée plus longue de jeûne chez les Vipères capturées en automne et le fait qu'elles ne mangent pas pendant la période normale d'hivernage, suivant la capture, alors que les animaux capturés au printemps continuent de manger pendant cette même période ? Il faut rappeler que la motivation de la faim chez les Vipéridés est mal connue.

Bien que la température joue un rôle très important dans la digestion des proies chez les Vipères et par conséquent dans les prises de nourriture de ces dernières, les conditions thermiques étant à peu près toujours identiques dans nos expériences, on ne

peut invoquer ce facteur pour expliquer les différences observées chez les Serpents capturés au printemps et chez ceux capturés à l'automne.

Il est possible que les Vipères récoltées au printemps, sortant de l'hivernage et par conséquent d'un jeûne prolongé, soient prédisposées à se nourrir. Pourtant, DUGUY (1962), étudiant l'évolution des corps gras chez *Vipera aspis*, a montré que « Chez les deux sexes, la perte de poids au cours de l'hivernage est très faible... le pourcentage des corps gras ne s'abaisse que de 0,5 % environ... » Par contre, les Vipères capturées en automne se sont bien nourries dans la nature pendant la période d'activité qui a précédé, et ont ainsi reconstitué leurs réserves lipidiques. Ces Vipères mises en captivité, même dans des conditions thermiques optimales, à peu près identiques à celles offertes aux Vipères capturées au printemps, seraient beaucoup moins prédisposées à se nourrir que ces dernières.

La suppression de la latence hivernale joue peut-être un rôle qui n'est pas négligeable, notamment en fonction de la période à laquelle les Vipères sont mises dans nos conditions expérimentales.

CONCLUSION

La durée du jeûne, chez les Vipères mises dans des cages, dans les mêmes conditions, est variable avec la saison de capture des Serpents. Elle est courte pour les Vipères capturées au printemps (23 jours) tandis que pour celles capturées à l'automne, elle est 4 fois plus longue (93 jours).

Les ♀ gestantes, indépendamment de la date de capture, ne se nourrissent qu'après la parturition.

La mortalité reste assez faible ; cependant, certains individus refusent toute nourriture, même après un jeûne assez long, et meurent sans s'être nourris.

Quelque soit le groupement envisagé, les Vipères se nourrissent de la même manière.

Les perturbations et le confinement prolongé dans des boîtes, entre la capture et la mise en élevage, semblent augmenter la durée du jeûne.

CHAPITRE III

BIOLOGIE DE *VIPERA ASPIS* EN CAPTIVITE,
AVEC SUPPRESSION EXPERIMENTALE
DE L'HIVERNAGE

Nous avons vu précédemment dans quelles conditions des Vipères en captivité se nourrissent spontanément. Nous étudierons ici quelques problèmes biologiques tels que les mues, les variations pondérales annuelles, la nourriture et la reproduction dans les mêmes conditions d'élevage.

Les Vipères étaient gardées au laboratoire, en cages ou en terrarium isotherme. Nos expériences ont été effectuées sur 11 Vipères gardées en cage et 7 en terrarium. Nous les avons observées minutieusement pendant un an au moins et deux ans dans certains cas. Les résultats obtenus ont été comparés aux observations effectuées principalement dans la nature et rapportées par certains auteurs, ROLLINAT (1903), SAINT-GIRONS (1952), DUGUY (1962).

I. — ETUDE DE LA NOURRITURE

La nourriture de nos Vipères était composée essentiellement de Souris d'élevage et presque exclusivement de blanches, sauf quelques expériences effectuées sur la signification de la couleur des proies.

Nous envisagerons surtout le cas des Vipères gardées en cage. Elles n'étaient pas dans des conditions plus favorables, mais elles étaient nourries régulièrement; celles du terrarium par contre, l'étaient beaucoup moins, parce que l'on effectuait avec elles des expériences sur la capture des proies et qu'on les laissait jeûner souvent pour réaliser ces expériences dans les meilleures conditions.

Aux Vipères gardées en cages, on présentait régulièrement, 1 fois par semaine ou 1 fois toutes les 2 semaines, une Souris vivante. Chaque Souris demeurait au plus 24 heures dans une cage; si elle n'était pas mangée, elle était retirée, morte ou vivante. Dans les cages contenant plusieurs Vipères, dès que la Souris était mangée, elle était remplacée. Il y en avait ainsi une en permanence pendant 24 h. Les Vipères avaient alors la possibilité de manger périodiquement ⁽¹⁾. Chaque Souris mise dans une cage était pesée au préa-

(1) Pendant la période du 5 juillet au 12 août 1963, aucune nourriture n'a été présentée aux Vipères.

lable. Nous avons commencé à peser les déjections des Vipères de manière à voir la quantité de nourriture réellement assimilée, mais certaines difficultés techniques, en particulier le prélèvement des excréments frais et entiers, sans corps étrangers, ne nous ont pas permis d'effectuer ces pesées régulièrement et systématiquement.

1. — QUANTITÉ DE NOURRITURE DIGÉRÉE.

Les résultats figurent dans le tableau 3. Le poids moyen de chaque Vipère est calculé à partir d'une douzaine de pesées. Ces dernières avaient lieu à peu près régulièrement, 1 fois par mois, à jeûn.

SAINT-GIRONS (1952), a étudié par gavage « la quantité de nourriture nécessaire et suffisante pendant un été chez 4 Vipères en captivité. » Il n'indique pas les critères utilisés ni les conditions expérimentales dans lesquelles les Vipères étaient mises. Il a obtenu une quantité moyenne hebdomadaire de nourriture de 5 g. Notre résultat (4,8 g) est très voisin.

Il est plus juste de comparer le pourcentage de nourriture digérée, par rapport au poids de la Vipère. SAINT-GIRONS obtient un pourcentage de 5,1 ; le nôtre étant de 6,7. Cette différence (1,6 %) est assez appréciable. SAINT-GIRONS considère que dans la nature « une Vipère a besoin d'une ration d'entretien au moins égale à 6 % de son poids, par semaine. » En liberté, il a observé une Vipère ♀ qui a mangé 12,4 % de son poids, ceci d'après l'estimation de la nourriture ingérée en 112 jours ⁽¹⁾.

Compte tenu du peu d'observations précises faites dans la nature et de la moindre activité en cage que dans les conditions naturelles, nos Vipères se sont donc bien nourries. Dans nos résultats et calculs, nous n'avons pas tenu compte des Souris vomies, plus ou moins digérées, ce qui aurait augmenté légèrement les chiffres obtenus, puisque de ce fait, une partie de nourriture digérée n'a pas été considérée. Ainsi, une Vipère mange en moyenne une Souris de 21 g par mois.

Dans la nature, selon ROLLINAT (1903), « la Vipère commence à manger fin mars: elle prend de la nourriture pendant toute la belle saison et cesse de s'alimenter à la fin octobre. » Dans les conditions naturelles, pendant l'hivernage, les Vipères n'absorbent donc aucune nourriture.

En captivité, nous avons étudié la quantité de nourriture digérée aux différents mois de l'année par les Vipères lorsqu'on supprime

(1) Pour ne pas troubler l'animal, SAINT-GIRONS a estimé la quantité de nourriture ingérée d'après la taille de la Vipère après chacun des 19 repas distincts qu'il a observé.

ASPICS	CAGES	PÉRIODES CONSIDÉRÉES	NOURRITURE INCÉRÉE DANS CETTE PÉRIODE		MOYENNE MENSUELLE		MOYENNE HEBDOMA- DAIRE		Poids du poids de la Vipère	Poids moyen de la Vipère en g	Nombre de mues dans la période
			Nombre de Souris	Poids en g.	Nombre de Souris	Poids en g.	Poids en g.	%			
♂ 16'	3	1 ^{er} avril 1963 - 31 mars 1964	11	241,5	0,9	20,1	4,6	5,3	86,4	6	
♂ 7'	2 R	1 ^{er} juin 1963 - 31 mai 1964	11	253,5	0,9	21,1	4,9	5,4	90,2	5	
♂ 12'	4 R	20 février 1963 - 20 février 1964	5	111,5	0,4	9,3	2,1	4	52,5	3	
♂ 10'	3 R	1 ^{er} mai 1963 - 31 mars 1964	10	224	0,9	20,4	4,7	6,5	72,3	5	
♂ 10	1	1 ^{er} juin 1963 - 31 mars 1964	12	253,5	1,2	25,3	5,7	11,1	51,5	4	
♀ 4'	2	1 ^{er} mai 1963 - 29 février 1964	9	204	0,9	20,4	4,6	5,8	79,6	4	
♂ 3'	2	1 ^{er} juin 1963 - 29 février 1964	8	166,5	0,9	18,5	4,3	7,5	56,9	2	
♂ 14'	4	1 ^{er} mai 1963 - 29 février 1964	9	175,5	0,9	17,5	4,1	6,4	64,3	3	
♂ 1'	1	15 avril 1963 - 15 mars 1964	14	312	1,3	28,4	6,5	6,8	95,5	7	
♂ 26'	1 R - A	1 ^{er} janvier 1963 - 31 décembre 1964	13	338	1,1	28,2	6,5	7,1	91,7	3	
♀ 27'	2 R - A	1 ^{er} décembre 1962 - 30 novembre 1963	11	251	0,9	20,9	4,8	7,5	63,8	5	
TOTAL		121 mois	113	2521	10,3	230,1	52,8	73,4	804,7	47	
Moyenne par Vipère		11 mois	10,3	229,2	0,9	20,9	4,8	6,7	73,1	4,3	
Maximum		12 mois	14	338	1,3	28,4	6,5	11,1	95,5	7	
Minimum		9 mois	5	111,5	0,4	9,3	2,1	4	51,5	2	
Moyenne par Vipère	Terrarium isotherme	12 mois	7,4	169,1	0,6	14,1	3,2	5	69,4	3,9	
Maximum		12 mois	10	237,5	0,8	19,8	4,6	7,8	107,5	5	
Minimum		12 mois	5	94,5	0,4	7,9	1,8	3	41,5	3	

TABLEAU 3 — Nourriture ingérée et nombre de mues observées en cages
au Laboratoire pendant les périodes considérées

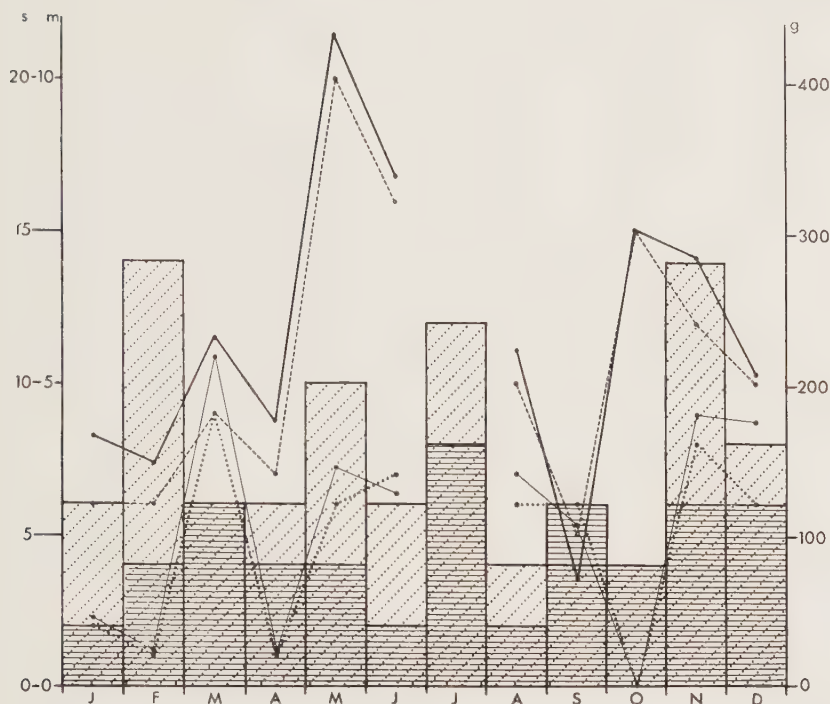


Fig. 13. — Fréquence des mues et nourriture ingérée pendant un an chez les Vipères gardées en cage et en terrarium, au laboratoire.

— En abscisses: le temps en mois.

— En ordonnées: à droite: le poids de la nourriture en g; à gauche: 1) les chiffres les plus près de l'axe des coordonnées se rapportent aux mues; 2) les autres chiffres se rapportent au nombre de Souris ingérées.



Nombre de mues obtenues en cage au laboratoire.



Nombre de mues obtenues en terrarium isotherme.



Poids de Souris digérées en cage au laboratoire.



Nombre de Souris digérées en cage au laboratoire.



Poids de Souris digérées en terrarium isotherme.



Nombre de Souris digérées en terrarium isotherme.

l'hivernage expérimentalement (fig. 13). L'absence de nutrition pendant le mois de juillet provient du fait qu'aucune nourriture n'a été présentée durant ce mois. Là encore, nous n'avons pas tenu compte des Souris vomies en cours de digestion. Les Vipères se nourrissent ainsi toute l'année, mais bien entendu plus abondamment à certaines périodes. Contrairement à ce que l'on aurait pu penser, les périodes où les prises de nourriture sont moins nombreuses ne se situent pas durant la période normale d'hivernage (c'est-à-dire entre novembre et février). On observe 3 minima de prise de nourriture : un en février, un en avril et un autre, beaucoup plus important, en septembre. De même, il existe 3 maxima de prise de nourriture, un en mars, le plus important en mai, et un autre en octobre. Ces variations sont indépendantes des conditions expérimentales (température, hygrométrie, éclairage, etc.) qui demeurent à peu près identiques toute l'année comme nous l'avons vu précédemment.

A titre de comparaison nous avons porté les résultats obtenus avec les Vipères en terrarium isotherme dans le tableau 3 et sur la figure 13. Pour les raisons énoncées plus haut nous ne nous étendrons pas sur ces résultats. Ils sont beaucoup moins significatifs que les précédents.

Etant donnée la petite proportion des Vipères ♀ en expériences, il nous est difficile de comparer les résultats obtenus chez les 2 sexes ; toutefois, il semble que les quantités de nourriture ingérée soient voisines.

2. — RÉGURGITATIONS DE NOURRITURE.

SAINT-GIRONS (1952) avait remarqué, au cours des gavages de ses Vipères, que « certains sujets digéraient presque toute la nourriture ingérée, d'autres, surtout au début, la régurgitaient fréquemment ». On peut penser que ces régurgitations sont la conséquence du gavage. Mais, dans nos expériences, dans lesquelles les Vipères se nourrissent spontanément, certains animaux régurgitent quelquefois leur nourriture en voie de digestion.

BOBEAU (1941) fait une « remarque d'ordre général : s'il arrive que, consécutivement au jeûne exagérément prolongé, volontaire ou non, un Serpent venimeux se décide à utiliser la proie offerte, celle-ci, passé un certain temps (paraissant variable avec les familles et les individus), ne pourra plus être digérée : elle sera, le plus souvent, restituée plus ou moins vite et à peine modifiée par l'action, normalement si marquée, des sécrétions gastriques : la mort du Serpent provient alors plus rapidement que lorsqu'elle est due au manque total d'alimentation ».

Nous allons maintenant considérer ce problème. Nous avons effectué 12 observations chez 7 Vipères (5 ♂ et 2 ♀). Les régurgitations de nourriture s'effectuent en moyenne 3 jours et demi après la déglutition avec un minimum de 1 et un maximum de 5 jours. Comment expliquer ce phénomène ?

a) *Rôle des conditions thermiques*

On pense tout d'abord à la température, si importante dans la digestion chez les Reptiles. Cependant, les conditions étant à peu près identiques toute l'année, la température ne peut intervenir dans ces résultats.

b) *Rôle du jeûne*

Une seule fois, la régurgitation s'est effectuée à la suite d'une première prise de nourriture en captivité (♂ 3), et ceci après un jeûne très court de 35 jours. Par contre, chez les Vipères qui se sont nourries après un long jeûne (4 mois, 6 mois, 7 mois), la première nourriture a été totalement digérée sans aucune régurgitation. D'après nos résultats, ces restitutions de nourriture sont difficile à expliquer comme conséquence du jeûne prolongé comme le pense BOBEAU (1941).

c) *Rôle de l'état de la Vipère*

Les quelques animaux en très mauvais état, se nourrissant après un jeûne prolongé, digèrent très rarement la nourriture qu'ils ingèrent. Dans ce cas, les régurgitations ne sont pas exceptionnelles mais constantes, ce qui abrège probablement leur vie comme le pense BOBEAU (1941). L'état de la Vipère lorsqu'elle absorbe de la nourriture est un facteur plus important dans la régurgitation de celle-ci que la durée du jeûne qui n'est certes pas sans relations avec cet état. Généralement toute Vipère, dont le mauvais état se manifeste par une maigreur extrême, une peau ridée et terne, est dans l'impossibilité de digérer une proie, même dans des conditions optima.

d) *Rôle de la quantité de nourriture ingérée en une seule fois par la Vipère*

Les régurgitations occasionnelles sont précédées et suivies de digestions normales, dans des conditions expérimentales à peu près constantes, ce qui rend plus difficile l'explication de ce phénomène. Les Serpents demeureraient apparemment toujours en bon état, même dans le seul cas où la restitution d'une proie correspondait au poids, minimum enregistré, de la Vipère. Aussi est-il difficile d'imputer uniquement ces régurgitations à l'état des animaux. On pense alors à la trop grande quantité de nourriture ingérée par les Vipères, en une seule fois, par rapport à leur taille.

Le pourcentage de nourriture absorbée en une fois par rapport au poids de l'animal est certes assez élevé dans les cas de régurgitations, puisque nous avons une moyenne de 52,2 % avec un maximum de 75,4 % et un minimum de 35,3 %. Cette même moyenne est de 54 % (maximum 75,4 %, minimum 28,7 %), lorsque les Vipères déglutissent deux Souris l'une après l'autre. Dans ce cas, sur 10 observations, nous avons remarqué 3 régurgitations. C'est là un facteur qui n'est probablement pas négligeable.

Les différents facteurs envisagés ne nous permettent pas d'expliquer tous les cas de régurgitations des proies ; des facteurs physiologiques et biologiques interviennent peut-être dans ce phénomène, mais il nous est impossible de donner plus de précisions actuellement. Dans les deux sexes, cette régurgitation ne se manifeste pas à des périodes particulières de l'année. Quoiqu'il en soit ces régurgitations ne sont pas très fréquentes par rapport à la nourriture ingérée et chez certaines Vipères elles n'ont jamais lieu. De plus, contrairement à ce qu'a observé BOBEAU (1941), la nourriture restituée est toujours plus ou moins modifiée par les sécrétions gastriques suivant le temps qui sépare le rejet et la déglutition ; la digestion est parfois même bien avancée. En aucun cas la Vipère ne tente de déglutir à nouveau la proie rejetée quelqueait été la durée du séjour de celle-ci dans le tube digestif ou simplement dans la bouche.

Les restitutions de nourriture sont très rares, sinon inexistantes, chez les Vipères du terrarium isotherme. Ceci provient peut-être du fait que ces dernières avaient un espace vital plus grand, ou bien qu'elles étaient nourries lorsqu'elles étaient très affamées, mais sans avoir subi un jeûne trop prolongé. On sait que divers chocs (capture, transport) provoquent la régurgitation du contenu stomacal à n'importe quel stade de la digestion, mais ceci n'explique pas les régurgitations observées dans nos expériences où nous prenions toutes précautions pour que les animaux ne subissent aucune perturbation.

3. — INGESTION MAXIMUM DE NOURRITURE EN UNE SEULE FOIS.

Dans la nature, il n'est pas rare de voir des Vipères ingérer plusieurs proies successivement, mais nous n'avons aucune donnée précise à ce sujet quant aux rapports du poids respectif des Vipères et de la quantité de nourriture ingérée. Comme au cours de nos expériences, nous avons pu observer 10 fois l'ingestion consécutive de deux Souris chez 8 Vipères (4 ♂ et 4 ♀), il nous a paru bon d'envisager les résultats. Dans ce cas, les Vipères mangent en moyenne 54 % de leur poids en une seule fois avec un maximum de 75,4 % et un minimum de 28,7 %. D'autre part, en cage, une ♀ de 131,5 g a mangé 3 Souris en 24 h soit un poids de 63,5 g. Cette ♀

qui, entre le 25 janvier 1965 et le 6 avril 1965, n'avait mangé qu'une peau de Souris, a ingéré 7 Souris, soit 148 g du 6 au 20 avril 1965. La nourriture était présentée une fois par semaine. Ainsi a-t-elle absorbée 2 fois 2 Souris et 1 fois 3. Après ces prises massives de nourriture, la digestion s'est toujours bien effectuée.

Les résultats obtenus nous montrent qu'une Vipère peut avaler en une fois 54 % en moyenne de son propre poids avec un maximum de 75,4 %. Cependant, dans certains cas (3 sur 10), il peut y avoir régurgitation de la nourriture ; généralement tout le contenu stomacal est alors rejeté.

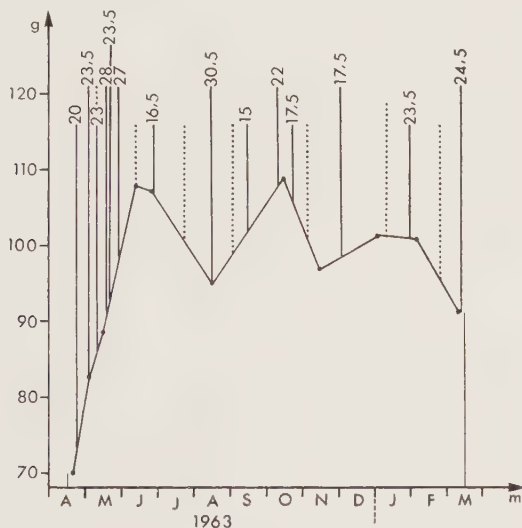


Fig. 14. — Résultats se rapportant au ♂ 1' gardé en cage (1).

II. — MUES

Dans les conditions naturelles, le nombre des mues annuelles est en moyenne de 3 plus ou moins une selon SAINT-GIRONS (1952). Comme nous allons le voir, nos résultats sont tout à fait différents de ceux évoqués par BOBEAU (1941). Dans nos conditions expérimentales, les mues de nos animaux s'effectuent normalement. Dans nos cages, nous avons obtenu en moyenne 4,3 mues annuelles par Vipère, avec un minimum de 2 (fig. 16) et un maximum de 7 (fig. 14).

(1) Légende commune aux figures 14 à 18.

Variations pondérales: *en abscisses*: le temps en mois; *en ordonnées*: le poids en grammes.

Au-dessus des courbes est figuré la nourriture ingérée: un trait vertical indique la date, le chiffre placé au-dessus indique le poids de la ou des Souris digérées. En plus, la date des mues est figurée par un trait pointillé vertical.

Les 2 traits verticaux, sous la courbe, indique la période pendant laquelle mues, nourriture, poids ont été considérés dans les différents calculs.

Le nombre plus faible obtenu chez les Vipères du terrarium (moyenne 3,9 - minimum 3 et maximum 5), s'explique sans doute par le fait que ces Vipères ne mangeaient pas toujours à leur faim. La fréquence annuelle des mues, portée sur la figure 13, nous montre qu'elles ont lieu toute l'année avec cependant 4 périodes préférentielles correspondant aux mois de février, mai, juillet et novembre. A titre de comparaison, nous avons noté les résultats obtenus en terrarium sur la figure 13, mais nous y attacherons beaucoup moins d'importance en raison de l'alimentation irrégulière des animaux. SAINT-GIRONS (1952), dans les conditions naturelles, remarque que la première mue a lieu entre le 15 et le 30 juin, la 2^e entre le 20 et le 30 août et la 3^e entre le 25 et le 30 septembre. Si nous comparons nos résultats à ceux obtenus par cet auteur, outre le plus grand nombre de mues que nous avons obtenues, les mois où leur fréquence est plus grande ne coïncide pas ; le cycle annuel des mues est donc tout à fait modifié. La mue est presque toujours complète (41 observations sur 42) s'effectuant soit d'une seule pièce (36 fois), soit plus rarement par fragments (5 fois). Dans un cas sur 42 nous avons observé une mue incomplète ; elle s'effectue alors par lambeaux et peut durer plusieurs jours. On peut observer ce phénomène chez des Vipères apparemment en bonne santé et qui muent normalement d'autres fois. Quant à la durée des mues, nous n'avons pu la noter que 2 fois (15 mn et 42 mn), mais elle semble beaucoup plus courte que celle (de 2 à 5 heures normalement) indiquée par SAINT-GIRONS (1952). Généralement, dans la nature, les Vipères cessent de se nourrir à l'approche de la mue, c'est aussi le cas le plus fréquent en captivité. Cependant, nous avons pu observer 2 cas où la Vipère mangeait dans les 24 h précédant la mue. Sur 42 observations, 19 mues ont lieu la nuit et 23 le jour (13 dans la matinée et 10 dans l'après-midi). Nos résultats montrent que la mue s'effectue le jour ou la nuit, sans moment préférentiel bien marqué. Le poids moyen d'une mue est de l'ordre de 1 g. Comme cela a déjà été remarqué, la Vipère, sitôt la mue, manifeste un grand appétit (SAINT-GIRONS, 1952). Elle peut se nourrir le jour même de la mue ou les jours suivants, à moins que cette mue ne se produise lorsque la Vipère ne s'est pas encore nourrie en captivité. Dans ce cas, la première prise de nourriture peut être éloignée de la mue.

Nous avons remarqué que les Vipères à l'approche de la mue, non seulement sont moins actives, mais recherchent les points les plus chauds, restant enroulées, immobiles, de longues heures. Aussitôt la mue effectuée, les Vipères n'ont plus cette attirance vers les points les plus chauds et reprennent leur activité exploratrice ; elles se déplacent beaucoup plus.

Une mue est très généralement séparée de la suivante par des prises de nourriture plus ou moins nombreuses. Cependant, chez

3 Vipères, nous avons observé 2 mues consécutives sans prise de nourriture (fig. 15). La fréquence des mues est probablement liée à l'état physiologique des Vipères, mais il semble qu'elle soit aussi en relation avec la quantité de nourriture ingérée. Cependant, le ♂ 3' qui en 9 mois a ingéré en moyenne 7,5 % de son poids de nourriture par semaine (pourcentage élevé) n'a mué que 2 fois (minimum observé), (fig. 16). Par contre, le ♂ 12' qui a ingéré, en 1 an, en moyenne 4 % de son poids de nourriture par semaine (minimum enregistré) a mué 3 fois (fig. 17).

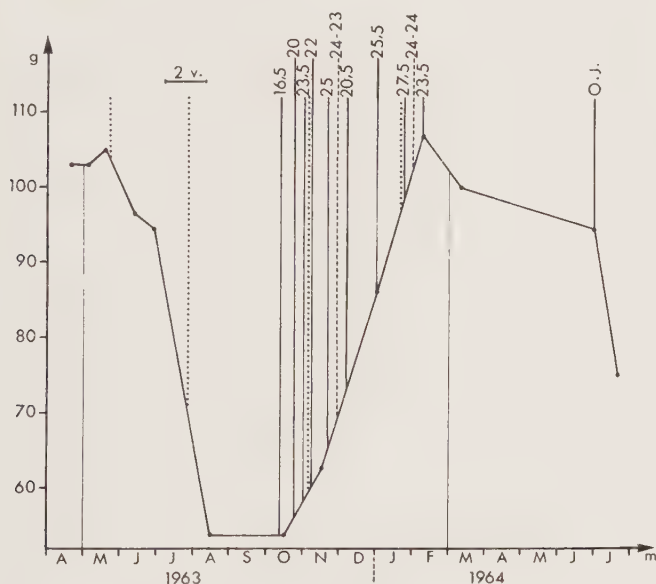


Fig. 15. — Résultats se rapportant à la ♀ 4' gardée en cage.

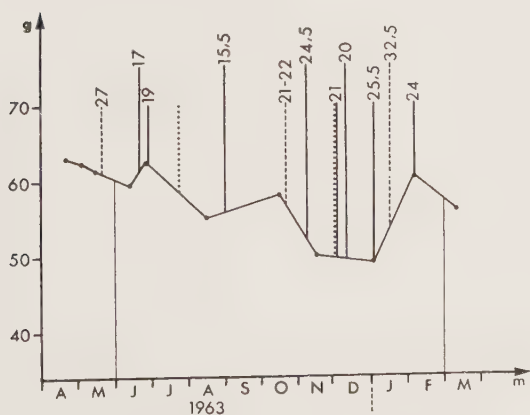


Fig. 16. — Résultats se rapportant au ♂ 3' gardé en cage.

III. — VARIATIONS PONDERALES ANNUELLES

L'âge de nos Vipères d'expériences est difficile à déterminer précisément, car nous ne possédons que des critères de taille (longueur et poids) pour cette détermination. SAINT-GIRONS (1952), a donné les correspondances entre les poids, les longueurs et les âges jusqu'à 8 ans chez *Vipera aspis*. Si l'on utilise ces résultats pour la détermination de l'âge de nos Vipères, elles avaient toutes plus de 5 ans. Nous ne pouvons pas préciser davantage, car les variations individuelles sont parfois très importantes.

Nous considérons seulement les courbes relatives aux Vipères gardées en cages qui pouvaient se nourrir lorsqu'elles le désiraient. Les courbes des variations pondérales ont été effectuées à la suite de pesées faites en moyenne 1 fois par mois. L'allure de ces courbes semble liée à des facteurs individuels et il n'est pas facile de dégager des résultats généraux (fig. 14 à 18).

Considérons plus en détail le cas de la ♀ 4 de la cage 2 (fig. 15). Elle fut capturée le 12 avril 1963 en compagnie du ♂ 3. Ces deux Vipères sont mises ensemble dans la même cage au laboratoire. La ♀, qui a dû s'accoupler avant sa capture, est fécondée. Durant toute sa gestation elle ne se nourrit pas, elle met bas 2 vipereaux normaux en juillet 1963. Elle ne prend sa première nourriture que le 11 octobre. Dans le temps séparant sa capture de sa première prise de nourriture, elle a mué 2 fois. Elle s'est ensuite alimentée abondamment. Ainsi, entre le 11 octobre et le 6 février 1964, son poids s'accroît rapidement, passant de 53,15 g (minimum enregistré) à 107 g (maximum enregistré), poids un peu supérieur au maximum enregistré au début de la gestation (105 g). Le 17 février 1964 elle est mise en terrarium après cautérisation des organes de Jacobson. A partir de cette date, elle ne se nourrit plus, ce qui explique sa chute brutale de poids, et meurt le 21 juillet 1964, par suite de l'infection des endroits cautérisés.

Bien que les Vipères du terrarium soient moins intéressantes de ce point de vue, nous devons envisager ici le cas de la ♀ 4 a, seule ♀ qui se soit reproduite en captivité (fig. 18). Cette femelle de 53,5 cm, capturée gestante en août 1962, fut gardée au terrarium extérieur de Légé (Loire atl.), où elle a pris sa première nourriture et où a lieu la parturition. Puis elle fut mise au terrarium isotherme de Nancy début octobre où elle se nourrit bien. Au printemps 1963, on l'observe à plusieurs reprises en comportement sexuel typique avec des ♂ (notamment le ♂ 1), mais nous n'observons pas d'accouplement. Cette ♀ n'a pas été fécondée en 1963 ; au cours de cette même année, la ♀ se nourrit à peu près régulièrement jusqu'en avril ; les variations pondérales sont faibles et le poids minimum est enregistré (47,5 g le 6 février). A partir de mai, on remarque une élévation assez rapide du poids qui se continue début 1964.

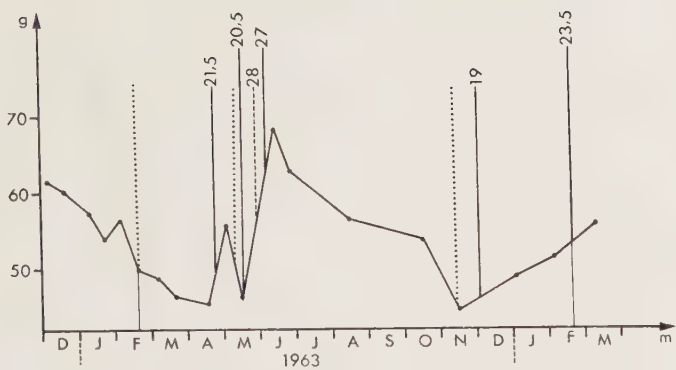


Fig. 17. — Résultats se rapportant au ♂ 12' gardé en cage.

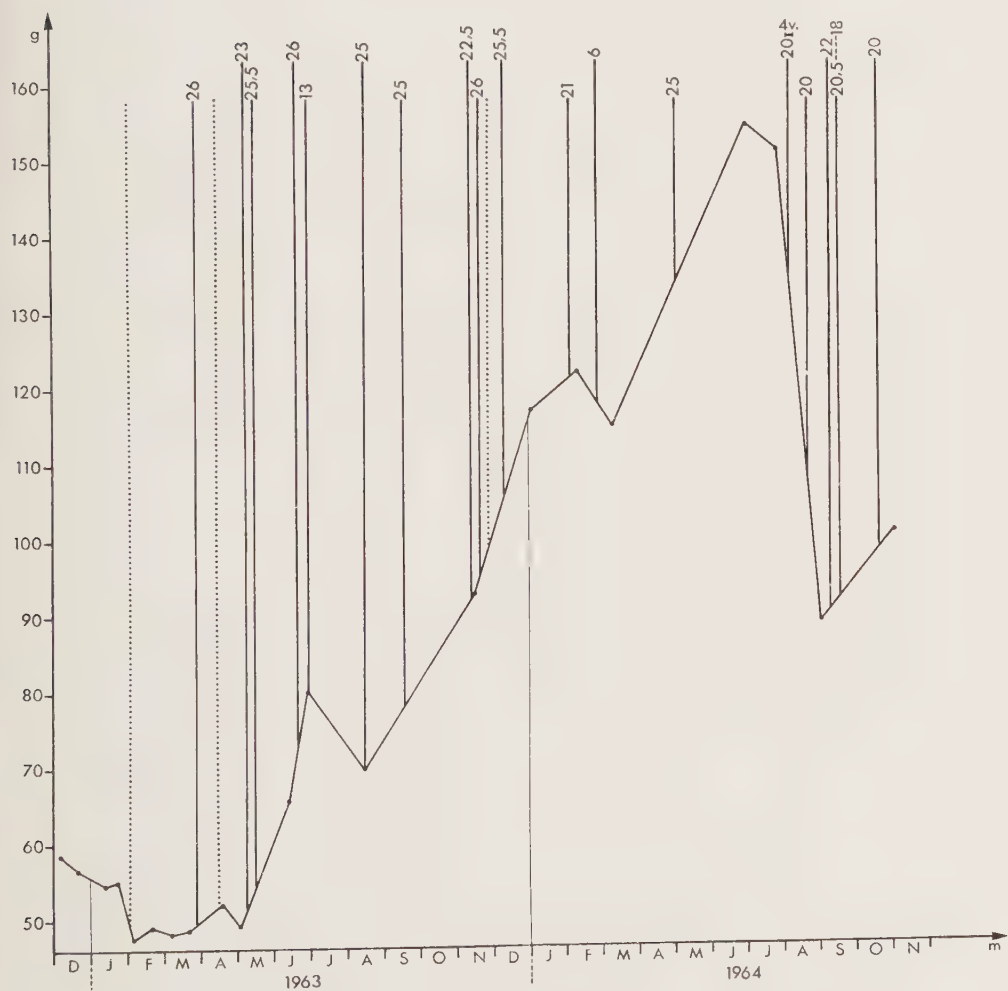


Fig. 18. — Résultats se rapportant à la ♀ 4a gardée en terrarium.

L'animal atteint le poids maximum enregistré, hors gestation, le 11 février 1964 (122 g) (fig. 18). Durant cette augmentation importants et continue de poids, la Vipère a ainsi refait au maximum ses réserves lipidiques. Au printemps 1964, nous avons observé à plusieurs reprises des comportements sexuels, notamment avec le ♂ 1, mais là encore, nous n'avons jamais vu d'accouplement. Pourtant cette ♀ a été fécondée et sa gestation s'est effectuée normalement. La gestation se traduit sur la courbe pondérale par une élévation brusque et constante ; ceci, malgré le peu de nourriture absorbée. La ♀ gestante est passée de 114,5 g le 9 mars à 154,5 g (*son poids maximum*) le 30 juin (augmentation de 40 g) bien que, dans cette période, elle n'ait mangé qu'une seule Souris de 25 g. Cette observation unique devra être complétée par d'autres expériences pour voir si ce phénomène est constant ou exceptionnel, et pour l'élucider. Il est actuellement difficile de fournir une explication. Cette élévation de poids résulte probablement du développement des embryons. Elle est peut-être due à une absorption d'eau assez importante. Cette ♀ a mis bas 4 vipéreaux parfaitement constitués le 12 août 1964 (3 vivants et 1 mort). Naturellement, la parturition se traduit par une chute brutale de poids de 62,5 g. (151 g le 28 juillet, 88,5 g le 2 septembre.)

Après la mise en évidence par DUGUY (1962), des relations qui existent entre les réserves lipidiques chez les ♀ et leur cycle sexuel, nous pouvons interpréter la courbe des variations pondérales de la ♀ 4a de la manière suivante :

— au printemps de 1963, les phénomènes sexuels et les accouplements, s'ils ont eu lieu, sont demeurés stériles par suite de l'insuffisance des réserves lipidiques chez la ♀ ;

— de mai 1963 à février 1964, une nourriture régulière et abondante entraîne une reconstitution rapide des réserves lipidiques ;

— au printemps 1964, nouvelles manifestations de comportement sexuel et accouplement qui, cette fois, est fertile ; la gestation se traduit par une variation pondérale importante (de mars à juillet) ; cette variation de poids est en relation avec le développement des embryons ;

— la parturition se traduit par une chute de poids importante.

IV. — REPRODUCTION

Nous avons à maintes reprises observé des comportements sexuels chez nos animaux en terrarium isotherme. Ces comportements ont été remarqués au printemps, mais jamais en automne ; ils ont eu lieu dans la journée, de la fin de la matinée à la fin de l'après-midi. Ils se déroulaient toujours au même endroit du terrarium, sur les pierres placées sous les infra-rouges, c'est-à-dire

au point le plus chaud. Une seule ♀ a été fécondée en captivité, la ♀ 4a dont nous avons parlé plus haut. Nous avons seulement 7 Vipères (3 ♀ et 4 ♂) en terrarium et, pour d'autres raisons expérimentales, elles n'étaient pas nourries aussi abondamment qu'elles auraient dû l'être. Ceci, bien entendu, n'était pas sans avoir d'influence sur le cycle sexuel de ces animaux.

Chez les Vipères gardées en cages, nous n'avons pas remarqué jusqu'à présent de comportements sexuels. Pourtant les animaux étaient nourris aussi abondamment qu'ils le désiraient. Mais les ♂ formaient une proportion très importante et le peu de ♀ dont nous disposions n'était pas toujours mis en présence de ♂. Aussi, nos données sur la reproduction en captivité sont très incomplètes; mais ce n'était pas là le but de nos recherches.

Comme l'a observé BAUMANN (1929), il semble bien que la durée de la gestation, lorsqu'elle s'effectue au laboratoire dans des conditions thermiques optimales, soit raccourcie par rapport à celle observée dans les conditions naturelles (nous avons eu 4 parturitions: juillet 1963, 31 juillet 1964, 12 août 1964, 31 août 1964).

Au contraire de BOBEAU (1941), nous n'avons observé qu'exceptionnellement « chez les Vipères aspie ♀ gravides, l'arrêt puis l'involution et enfin la résorption du fœtus et de ses annexes. » Les gestations se déroulent normalement.

Comme ROLLINAT (1903), nous avons observé que les ♀ gravides en captivité se nourrissaient peu durant leur gestation et celles capturées gravides ne prenaient leur première nourriture qu'après la parturition. Ceci ne semble pas agir sur la gestation qui se déroule en général normalement.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Certains auteurs pensent que la période d'hivernage est nécessaire chez les Serpents (PHISALIX, 1949); DUGUY (1962) écrit: « l'on sait qu'en captivité les Serpents gardés en cage chauffée, au lieu d'être mis en hivernage, meurent généralement peu après leur reprise d'activité de printemps. » Nous venons de voir, après avoir étudié certains points de biologie, vitaux pour les animaux (nourriture, mues, reproduction) que la suppression de l'hivernage n'est pas fatale aux Serpents. La plupart des Vipères considérées ont ainsi passé 2 hivers consécutifs sans hiverner; elles se sont toujours bien nourries, les courbes de variations pondérales sont tout à fait satisfaisantes et la majorité des individus a pris du poids durant la captivité. De plus, le nombre de mues annuelles est nettement supérieur à celui obtenu dans la nature, et celles-ci s'effectuent en général normalement. La reproduction observée chez une femelle ainsi que les critères envisagés précédemment signent des conditions favorables pour les Vipères. Ainsi, nous avons montré que l'hivernage, loin d'être nécessaire, est facile à supprimer tout en gardant les Vipères dans de bonnes conditions biologiques.

DEUXIEME PARTIE

COMPORTEMENT PREDATEUR

CHAPITRE I

COMPORTEMENT DE CHASSE ET DE CAPTURE CHEZ *VIPERA ASPIS*

I. — HISTORIQUE

Nous envisagerons les sens des Serpents et leurs relations avec la prédation d'après les considérations des auteurs antérieurs.

VISION

Les Vipéridés sont nocturnes pour la plupart et peuvent voir pendant la nuit (DUMERIL et BIBRON, 1854; ROCHON DUVIGNAUD, 1931). WALLS (1931) a remarqué que le cristallin des Serpents nocturnes n'est pas jaune comme celui des Serpents diurnes. DIXON (1902) affirme que les Serpents peuvent voir aussi bien le jour que la nuit mais, selon ABERCROMBY (1922), la vision des Ophidiens n'est pas bonne en lumière du jour. Pour WERNER (1902) le sens visuel des Serpents est particulièrement émoussé, par contre DULLEMEIJER (1961) a mis en évidence le rôle important que joue le Stimulus visuel avant morsure, dans la prédation chez *Crotalus ruber ruber*. De nombreux auteurs soulignent l'importance du mouvement de la proie dans sa capture (DURIGEN, 1897; KATHARINER, 1900; DITMARS, 1912; KAHAMANN, 1934 b; NOBLE, 1947; SAINT GIRONS, 1955; HEDIGER, 1953; KLAUBER, 1956; MERTENS, 1959).

OLFACTION

L'olfaction joue un rôle important dans l'alimentation des Serpents (LOWE, 1943; ANGEL, 1950; KAUFFELD, 1953; CLIBURN, 1962). Certains auteurs admettent que les narines interviennent dans l'olfaction (DIXON, 1902; NOBLE et CLAUSEN, 1936); d'autres, pensent au rôle de la langue (DURIGEN, 1897; DITMARS, 1912). Cependant, pour la majorité des auteurs, le rôle des organes de Jacobson est capital dans l'olfaction des Serpents, la stimulation chimique pouvant être directe ou transmise par la langue (BOULENGER, 1913; BROMAN, 1918-1920; BAUMANN, 1929; KAHMANN, 1932-1934 a; NOBLE, 1937; WILDE, 1938; BOGERT, 1941; BELLAIRS, 1942; CURRAN et KAUFFELD, 1951; SMITH, 1951; KLAUBER, 1956; MERTENS, 1959; DULLEMEIJER, 1961). Chez *Vipera aspis*, BAUMANN (1927-1928-1929) a montré que seuls les sens chimiques interviennent dans la recherche des proies.

TOUCHER

Bien que DAUDIN (1801-1804) écrive que la langue de la Vipère « lui sert à saisir de petits insectes à l'aide de l'humidité qui la recouvre », la plupart des auteurs admettent que la langue est un organe tactile, mais qu'il existe également un toucher corporel (HELLMANN, 1817; DURIGEN, 1897; KATHARINER, 1900; GADOW, 1901; LEIGHTON, 1901; DIXON, 1902; WERNER, 1902; ANGEL, 1950; CURRAN et KAUFFELD, 1951; KLAUBER, 1956). Cependant SMITH (1951) affirme qu'il est douteux que les Serpents aient un sens du toucher bien développé. Pour NOBLE (1937) le toucher joue un rôle important chez les Serpents aquatiques chassant sous l'eau.

GOUT

Selon MERTENS (1959), le sens du goût est bien développé chez la plupart des Amphibiens et Reptiles. La langue intervient dans le goût (ANGEL, 1950). Celui-ci aurait son siège dans la muqueuse de la bouche (LEYDICK, 1872; DURIGEN, 1897; DIXON, 1902; WERNER, 1902).

AUDITION

Pour certains auteurs, l'audition n'est pas bien développée chez les Serpents (DURIGEN, 1897; WERNER, 1902; BOULENGER, 1912; MANNING, 1923; MERTENS, 1959); pour d'autres, les Serpents entendent, et mieux les vibrations transmises par le sol que par l'air (GADOW, 1901; DIXON, 1902; MACHT, 1945; ANGEL, 1950; CURRAN et KAUFFELD, 1951; SMITH, 1951; KLAUBER, 1956; CLIBURN, 1962).

Il résulte de ces données bibliographiques que les auteurs ne sont pas toujours d'accord sur le rôle de certains organes des sens dans la prédation. BAUMANN est l'auteur qui apporte les observations les plus précises; toutefois les résultats qu'il obtient sont étroitement liés à des conditions expérimentales criticables. BAUMANN, en mettant à chaque expérience les Vipères dans une caisse spéciale, les perturbe notablement. La plupart des trajets de ses Vipères le prouvent: on voit la Vipère fréquenter le plus souvent les bords de la caisse. Ce comportement se manifeste toujours chez les Vipères au cours des premiers jours de captivité, quelle que soit la grandeur de la cage ou du terrarium et aussi lorsque les Vipères, habituées à une certaine cage, sont mises dans une autre, même identique.

II. — METHODES EXPERIMENTALES ET MATERIEL UTILISE

Il est évident que l'étude du comportement de chasse dans la nature est impossible. Mais SAINT-GIRONS (1952) a remarqué que, dans les terrariums suffisamment grands, les réactions des Vipères sont les mêmes qu'en liberté. C'est pourquoi nous avons réalisé nos expériences en terrarium carré extérieur de 36 m² (NAULLEAU, 1964) et dans le terrarium de 14 m², au laboratoire. Nos expériences n'ont été commencées que lorsque les Vipères mises en terrarium étaient tout à fait habituées à leur nouveau domaine. Chaque Vipère utilisée portait une marque colorée (NAULLEAU, 1965) qui est figurée dans les tableaux et le texte par un chiffre. Cette marque extérieure permettait d'identifier l'animal sans le capturer.

Nous avons présenté à nos Serpents des Souris d'élevage de différentes couleurs, vivantes ou mortes, ainsi que des leurres pourvus ou non des caractères chimiques de Souris. Par caractères chimiques nous désignons l'ensemble des conditions qui mettent en jeu les sens chimiques (odorat et goût) chez la Vipère. Il est en effet impossible de parler de leurre à odeur de Souris, car le goût peut intervenir également dans le comportement de chasse.

Nous parlerons par exemple de leurres à caractères chimiques

de Souris pour les peaux de Souris, bourrées ou non, ainsi que leurs corps. Par contre, nous parlerons de leurres sans caractères chimiques de Souris pour les leurres tels que les Souris factices (en caoutchouc, bois, étoffe, etc.) et autres objets (Poissons et Rainettes en caoutchouc mousse) qui n'ont jamais été en contact avec des Souris.

Les proies ou leurres, attachés avec une ficelle à une canne à pêche de 3 m, pouvaient être déplacés à volonté.

Les expériences ont été effectuées avec des Vipères intactes et avec des Vipères privées expérimentalement de certains sens. On a verni, avec de la peinture noire, les yeux de certaines Vipères. Notons que ces Vipères aveuglées retrouvaient leur vision normale à la première mue suivant cet aveuglement expérimental. Chez d'autres Vipères, on a coupé les pointes de la langue juste en arrière de la bifurcation. Les narines de certaines Vipères ont été bouchées avec de la peinture noire. Enfin, chez quelques Serpents, nous avons neutralisé l'influence des organes de Jacobson en les cautérisant.

III. — ETUDE DE LA CHAÎNE DU COMPORTEMENT DE CHASSE

Nous allons d'abord envisager brièvement le comportement normal de chasse et de capture de *Vipera aspis*, de manière à en dégager les différentes phases.

Cette série d'expériences a été effectuée dans des conditions les plus proches possibles des conditions naturelles: on a lâché des Souris grises dans un terrarium de 36 m².

Les réactions sont toujours sensiblement les mêmes: la Vipère immobile observe la Souris se déplaçant à proximité d'elle. Le Serpent suit de la tête les mouvements de la proie et sort lentement sa langue à plusieurs reprises. Deux phénomènes peuvent alors se produire suivant l'attitude que prend la Souris: si la Souris se rapproche de la Vipère, celle-ci reste immobile, lovée, prête à se détendre et dès que le Rongeur passe à sa portée, elle se détend et mord; si la Souris s'éloigne au contraire de la Vipère, celle-ci s'élance à sa poursuite et la suit de près avec ou sans sorties de langue. Au cours de cette poursuite, la Vipère porte la tête haute, et, après avoir rejoint sa proie, elle la mord généralement lors d'un mouvement brusque de celle-ci.

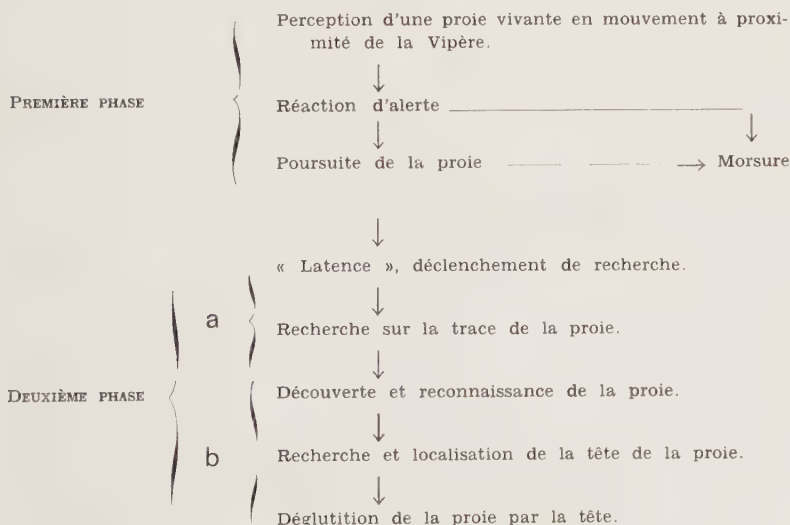
Après la morsure, la Vipère s'immobilise, tandis que la Souris s'éloigne plus ou moins aisément, suivant la rapidité de l'envenimation et la quantité de venin injecté. La Vipère ainsi immobile sort lentement sa langue par intermittence, la laissant assez longtemps à l'extérieur en faisant vibrer les pointes. Par moment, elle ouvre et referme largement la gueule à la manière d'un baillement ample en faisant jouer ses crochets. Ce comportement s'observe après toute morsure.

DULLEMEIJER (1961) considère ces baillements comme une « activité à vide ». En effet, il observe les mêmes baillements aussi bien après morsure que pendant la recherche de la proie, aussi lui est-il difficile de croire qu'ils interviennent dans l'ajustement des mâchoires.

Au bout d'un temps variable (de quelques secondes à plus d'une minute), la Vipère se met à la recherche de la Souris mordue. La recherche au hasard est vaste et ample jusqu'à la découverte de la trace laissée par la Souris. Puis elle devient précise et étroite sur cette trace, la Vipère suivant un parcours sinueux qui s'écarte peu de part et d'autre de la trace. Elle « balaie » ainsi une bande de 20 cm de large environ. La langue joue ici un grand rôle. Au cours de cette recherche, la Vipère porte sa tête très près du sol. Les mouvements de langue, intermittents et réguliers, sont devenus plus rapides et plus fréquents. Souvent d'ailleurs les pointes de la langue touchent le sol ou les obstacles sur lesquels la Souris est passée (cailloux, herbes, etc.).

Lorsque la Vipère arrive au contact de la Souris, elle la reconnaît grâce à des mouvements de langue dont les pointes peuvent toucher la proie ; elle en fait une ou plusieurs fois le tour complet. Si la Souris est morte ou même agonisante, la déglutition commence instantanément et presque toujours par la tête ; si elle est encore bien vivante, elle s'éloigne précipitamment de la Vipère qui réagit en la mordant une nouvelle fois au départ ou la poursuit comme précédemment et la mord lorsqu'elle la rattrape. Puis le phénomène précédent se renouvelle.

Nous pouvons schématiser cette chaîne de comportement comme suit :



Notre schéma est un peu différent de celui de BAUMANN (1929). A l'aide de plusieurs séries d'expériences nous allons étudier l'action des différents sens de la Vipère sur les étapes de la chaîne de comportement.

IV. — ETUDE DE LA PREMIERE PHASE DU COMPORTEMENT DE CAPTURE

Les différentes étapes de cette première phase du comportement correspondent à un gradient qui est en rapport avec la motivation interne de la Vipère.

Lors de la réaction d'alerte, la première manifestation de comportement que l'on observe est le déplacement de la tête de la Vipère en accord avec les mouvements de la proie qui se déplace à proximité d'elle. Les déplacements de la tête de la Vipère peuvent s'accompagner ou non de sorties de langue à l'extérieur ; à ce degré, la Vipère elle-même ne se déplace pas, seule sa tête suit les mouvements de la proie. Si l'on essaie de déclencher la poursuite de la proie on ne réussit pas.

A un degré supérieur, les manifestations sont identiques mais la proie est mordue lors d'un passage devant la Vipère.

Lorsque la motivation est maximale, il y a déclenchement de poursuite et poursuite de la proie. Non seulement la Vipère suit de la tête les mouvements de la proie, mais elle peut la poursuivre sur une distance parfois assez importante. Au cours de cette poursuite, il peut y avoir ou non des sorties de langue. La proie est mordue, souvent à la suite d'un déplacement rapide de celle-ci.

En dehors de ces motivations, il peut y avoir morsure subite de la Vipère lorsque la proie ou un objet lui touche le corps ; elle se détourne alors vers le point de contact pour mordre.

A. — EXPERIENCES EFFECTUEES AVEC DES VIPERES INTACTES

1. — PRÉSENTATION DE SOURIS VIVANTES.

Les expériences sont effectuées avec des Souris d'élevage. Les Vipères utilisées sont affamées et en état de se nourrir au moment de l'expérience, mais bien entendu leur motivation interne incontrôlable n'est pas toujours la même, la durée de jeûne en présence de nourriture étant très variable d'un Serpent à l'autre ; des différences importantes existent également chez le même sujet sans que l'on puisse en préciser les raisons. Les Souris sont amenées à proximité des Vipères et traînées devant elles pour essayer de déclencher la poursuite quand cela est possible. Dans cette série d'expériences, la première phase étant toujours complète, nous n'avons pas séparé l'alerte de la poursuite, celle-ci étant la continuation de celle-là ; l'ensemble est en relation avec la motivation interne de la Vipère.

Nombre de Vipères utilisées	9 (5 ♂ et 4 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	28
Alertes ou poursuites enregistrées	26
Intérêt après sifflement	2
Morsures (23 expériences sur 28)	26
Saisies (6 expériences)	6
Durée des saisies chronométrées	22 s - 2 mn 04 s - 6 s
Déclenchements de recherche	28
Temps séparant la morsure ou saisie du déclenchement de recherche	55 s - 1 mn 5 s - 1 mn
Recherches sur la trace de la Souris vivante mordue :	
mauvaises	2
partielles, s'effectuant environ sur 0,50 m	3
totales, s'effectuant sur 1 à 3,50 m	23

Remarque : au cours d'une expérience, une Vipère a mordu une fois la proie et l'a saisie une fois.

Dans tous les cas, sauf deux, l'alerte a lieu comme nous l'avons décrite plus haut. Dans ces deux cas particuliers, la première réaction de la Vipère est un sifflement, puis elle observe la Souris. Il s'agit là d'une réaction de défense. Quelquefois la proie vivante non mordue est poursuivie.

La première phase se termine en général par une et quelquefois deux morsures, mais elle peut se terminer par une saisie qui n'est autre qu'une morsure particulière. Dans ce cas, la Vipère maintient sa proie quelques secondes à quelques minutes. Quelquefois la Souris est ainsi saisie jusqu'à la mort, puis la Vipère la lâche et cherche la tête pour la déglutir.

2. — PRÉSENTATION DE SOURIS TUÉES PAR D'AUTRES VIPÈRES.

Pour voir si le déroulement de la première phase était lié au fait que les Souris étaient vivantes, nous avons présenté aux Vipères des Souris tuées par d'autres Vipères. Les proies tuées étaient agitées sur le sol et même traînées à proximité des Vipères. Dans ces conditions, la première phase se déroule d'une manière analogue à celle que nous avons vu plus haut.

Proies : Souris tuées par d'autres Vipères, utilisées, aussitôt après la mort, 24 h à 3 jours après.

Nombre de Vipères utilisées	5 (3 ♂ et 2 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	6
Alertes ou poursuites enregistrées	6
Morsures (3 expériences)	4
Saisies (3 expériences)	3
Durée de saisie notée	1 mn 42 s
Déclenchements de recherche	6
Recherches sur la trace de la Souris :	
Totales	6

Distances notées sur lesquelles se sont effectuées les recherches sur la trace de la Souris

1,50 m - 1,80 m - 3 m

ASPICS	DATE DE L'EXPÉRIENCE	PEAU DE SOURIS	LEURRES SANS CARACTÈRES CHIMIQUES DE SOURIS PRÉSENTES AUPARAVANT	ALERTE OU POURSUITE	MORSURE OU SAISIE	DÉCLENCHEMENT RECHERCHE	RECHERCHE SUR LA TRACE DE LA PROIE
♂ 1	18 juin 1963	Peau bourrée le 11-1-1963	Souris caoutchouc (mordue) bois, étouffe (non mordues)	A	1 M	Autour de l'endroit où a eu lieu la morsure	—
♂ 1	18 juin 1963	même expérience		A	1 M	+	T. 1 m (sol sec)
»	19 juin 1963	même expérience (Vipère immobile) Peau bourrée le 11-1-1963		A	2 M	Pas vaste	
♂ 3	30 janvier 1963	Peau bourrée le 11-1-1963	Souris étouffe (mordue)	A	0	—	
2 4	7 mai 1963	Peau du 16 janvier 1963 dépoillée le 18	Différents leurres sans odeur de Souris (mordus)	A	1 M	+	Sur 0,20 m, perd la trace, la re- trouve, à 0,50 m du leurre (la Vi- père arrive à ce dernier) (Trace 1 m) P. 0,50 m T. 1 m
»	14 juin 1963	Peau bourrée le 11-1-1963	Souris d'étouffe (mordue) bois, caoutchouc (non mordu)	P.V.	0	+	
»	»	même expérience		A	1 S	+	Retrouve la trace à 0,70 m du leurre. Bonne (sol humide)
»	»	Trace du même leurre, 2,50 m sur sol humide				+	Au début 0,50 m perd la trace, la retrouve à 1,50 du leurre (bonne)
♀ 5	14 février 1963	Peau bourrée le 11-1-1963	Souris d'étouffe (mordue)	A	1 tentative	—	
♂ 6	18 juin 1963	Peau bourrée le jour	Leurre sans odeur de Souris (non mordus)	A	1 S	+	Retrouve la trace à 1,10 m du leurre, bonne (sable humide et sec)
♂ 7	16 janvier 1963	Peau bourrée le 11-1-1963	3 Souris mordues Souris d'étouffe (pas mordue)	P.V.	1 M	+	P. 0,20 m (sol sec)
»	22 janvier 1963 10 h 15	»	Souris d'étouffe (pas mordue)	A		+	T. 0,60 m T. 5 m T. 1,50 m
»	» 16 h 20	Trace de la peau de Souris du 16 janvier 1963, dépoillée le 18, sur différents substrats	Souris d'étouffe (mordue)			+	

TABLEAU 4. — Présentation d'une peau de Souris
après des leurres sans caractères chimiques de Souris

ASPIGS	DATE DE L'EXPÉRIENCE	PEAU DE SOURIS	PROIES PRÉSENTÉES AUPARAVANT	ALERTE OU POURSUIITE	MORSURES OU SAISIES	DÉCLENCHE- MENT RECHERCHE	RECHERCHE SUR LA TRACE DE LA PROIE
♂ 1	28 novembre 1962	Peau de Souris bourrée aussitôt après la mort	Même Souris tuée par la Vipère	A	1 M	+	Mauvaise, semblable à la Souris tuée
»	»	Même expérience trace sur 2,50 m		A	1 M	+	P. 1 m sur sable humide
»	18 juin 1963	Trace peau bourrée le 11-1-1963 (2 m)	Trace Souris tuée par la Vipère suivie 2 Souris vivantes mordues	A		+	Mauvaise sur sol humide T.
♂ 3	20 août 1962	Peau bourrée ce jour				+	P. 1 m
»	29 août 1962	Peau bourrée le 20 août (trace de 2 m)	Trace Souris tuée par la Vipère bien suivie			+	
»	»	2 nouvelles présentations de cette peau		A	1 M à chaque fois	+	—
»	30 janvier 1963	Trace de peau de Souris du 16 janvier 1963 dépouillée le 18	Peau du 11 janvier 1963 mordue (trace suivie partiellement) Corps du 18 janvier 1963 (pas suivi)			+	T. (large) sur sol humide
»	19 septembre 1962	Peau de Souris tuée ce jour par la Vipère (trace faite 15' après la morsure de la Souris)	Trace de Souris tuée par la Vipère			+	Mauvaise
♀ 4 a	11 septembre 1962	Trace d'une peau bourrée 24 h avant	Trace de Souris tuée par la Vipère bien suivie			+	P. 1 m
»	»	Trace d'une peau dépouillée aussitôt après la mort	Souris tuée par elle assez longtemps avant			+	Mauvaise
»	17 septembre 1962	Trace de peau dépouillée aussitôt après la mort	Même Souris tuée par la Vipère traînée (bien suivie)			+	P.
♂ 7	28 janvier 1963	Trace de peau de Souris du 16-1-1963 dépouillée le 18	Corps de cette Souris (trace suivie partiellement)			+	T. 1 m + 1 m
♂ 1	25 juin 1963	Peau de Souris bourrée le 18 juin 1963	Corps de cette Souris (pas mordue, trace pas suivie)	A	1 M et 1 S	+	Trace de 1 m P. 0,60 m perd la trace et la retrouve à 0,20 m du leurre (bonne)
»	»	Même peau	Corps de cette Souris (non mordue)	A	1 M	+	

TABLEAU 5. — Présentation d'une peau de Souris après Souris ou leur peau ou leur corps

Corps de Souris écorchées de 1 h à 12 jours avant l'expérience, données à déglutir aux Vipères.

Nombre d'expériences réalisées	8
Reconnaissance	8
Essais de déglutition	1 (par la tête)
Aucun essai de déglutition	7

Trace de corps de Souris écorchées 24 h à 12 jours avant l'expérience.

Nombre d'expériences réalisées	6
Déclenchement de recherche sans morsures préalables	4
Vipère déjà en recherche lors de l'expérience	2
Recherche sur la trace du corps écorché :	
— partielle	1 (env. 0,20 m)
— totale	1 (1 m)
— n'a pas eu lieu	4

Corps de Souris écorchées 24 h à 12 jours avant l'expérience agités expérimentalement devant les Vipères (1^{re} présentation, après des peaux de Souris ou des leurres sans caractères chimiques de Souris).

Nombre d'expériences réalisées	7
Alerte	5
Petite alerte	2
Morsure	1 (pas franche à 1 mouvement brusque)
Pas de morsure	6

Remarques : Dans la seule expérience où la trace du corps écorché a été suivie totalement, elle faisait suite à la trace de la peau de la même Souris. La Souris était écorchée 4 jours avant l'expérience et *2 jours après sa mort*. Dans ces conditions, nous avons aussi obtenu un essai de déglutition du corps écorché par la tête (le seul lorsque l'expérience a lieu après un temps supérieur à une heure ou deux après l'écorchage de la Souris). Dans toutes les autres expériences, la Souris était écorchée aussitôt après la mort.

Lorsqu'on utilise le corps de Souris écorchées, on ne peut pas déclencher toute la première phase du comportement de chasse. L'alerte a lieu généralement, mais la poursuite est exceptionnelle. Quant à la morsure, nous l'avons obtenue dans un seul cas et elle n'était pas franche, mais hésitante comme on peut l'observer lorsque des Vipères mordent plusieurs fois des leurres sans caractères chimiques de Souris, ainsi que nous le verrons plus loin.

Dans cette première phase, l'attirance de la peau de Souris est donc plus forte que celle du corps.

4. — PRÉSENTATION DES PROIES INHABITUELLES (BATRACIENS).

Proies : Batraciens, Grenouilles vertes vivantes ou mortes, Crapauds vivants.

Nombre de Vipères utilisées	6 (4 ♂ et 2 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	10
Alertes enregistrées	9
Morsures (2 expériences)	2
Expériences sans morsures	8
Déclenchement de recherche	0

La réaction d'alerte est au plus égale à celle qui a eu lieu au cours de la première présentation ; elle est souvent inférieure. Dans quelques cas cependant, la réaction d'alerte est plus forte ; ceci est dû à un apprentissage de la couleur du leurre. Les Vipères étaient habituées à se nourrir de Souris blanches ; lorsqu'on leur présentait des leurres d'autres couleurs, leurs réactions d'alerte pouvaient être amoindries. Quand on leur a présenté par contre

des leurres blancs (couleur habituelle de leur proie), leur réaction d'alerte a été plus forte.

La poursuite de la proie est moins fréquente et moins longue. Les morsures des leurres sont très rares et souvent elles interviennent lorsque le premier leurre n'a pas été mordu. Les résultats de cette série d'expériences confirment ceux de la première série. De plus, ils nous montrent quelques faits nouveaux.

Tout d'abord les leurres sans caractères chimiques de Souris, en deuxième ou troisième présentation, sont moins attractifs à motivation égale des Vipères, que les mêmes présentées pour la première fois. Des leurres peuvent être plus attractifs: c'est qu'ils sont de la couleur habituelle de la proie alors que les premiers étaient de couleur différente. Il apparaît alors un facteur d'une certaine importance: *l'apprentissage et la reconnaissance de la couleur des proies*. De deux leurres semblables, le plus attractif est celui qui a la couleur habituelle des proies présentées aux Vipères.

L'action de la couleur des proies dans la prédation a été mise en évidence dans une autre note (NAULLEAU, 1964).

Il semble bien que les Vipères reconnaissent la couleur des proies, tout au moins les couleurs extrêmes (les foncées et les claires). De plus, il y a un certain apprentissage de la reconnaissance des couleurs qui peut être assez rapide. Les Vipères récemment capturées sont habituées à se nourrir dans la nature principalement de petits Mammifères à dominance brune. Lorsqu'on leur offre en captivité des Souris blanches, il n'est pas rare d'observer certaines perturbations chez les Vipères, pourtant en état de se nourrir. Elles peuvent fuir les Souris. Mais si l'on insiste et si l'on place ces Rongeurs sur la retraite des Vipères, celles-ci, après les avoir détectées à l'aide de leur langue, s'y intéressent et même s'en nourrissent. La réaction de fuite devant une Souris blanche est donc strictement une réaction visuelle. Généralement les Vipères qui se sont déjà nourries d'une Souris blanche ne sont plus perturbées lorsqu'on leur en présente une à nouveau.

On peut obtenir des réactions identiques chez les Vipères captives, habituées à se nourrir de Souris blanches, lorsqu'on leur présente des Souris brunes.

c) *Leurres sans caractères chimiques de Souris présentés après morsures de Souris ou de peaux bourrées.*

Les leurres présentés sont analogues et surtout de même couleur que les Souris ou peaux bourrées d'ouate présentées auparavant.

Nombre de Vipères utilisées	4 (3 ♂ et 1 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	10
Alertes	6
Poursuites s'effectuant à 10-20 cm du leurre	4
Distance notée sur laquelle s'est faite la poursuite	3 m
Tentatives de morsures (1 expérience)	3
Morsures pas franches (4 expériences)	5
Morsures franches (2 expériences)	5
Expériences sans morsures	4

Remarques: Lors d'une expérience, 1 Vipère a mordu franchement le leurre 4 fois. A la dernière morsure, ses dents sont restées prises 5 s dans le leurre. Au cours d'une autre expérience, une Vipère a mordu 2 fois le leurre, la première morsure seule était franche.

L'alerte a toujours lieu et les cas de poursuite ne sont pas rares, de plus cette poursuite peut s'effectuer sur une distance importante. Alors que les morsures d'un leurre sans caractères chimiques de Souris ont tendance à inhiber plus ou moins le déroulement de la première phase du comportement lors de nouvelles présentations de ces leurres, celles d'une Souris ou d'une peau bourrée au contraire ont tendance à amplifier le déroulement de cette première phase. C'est du moins le cas en ce qui concerne l'alerte et la poursuite. Les morsures toutefois sont assez rares, et quand elles ont lieu, la plupart du temps elles ne sont pas franches. Ceci résulterait du fait que ces leurres, bien qu'analogues aux Souris ou peaux bourrées, n'en possèdent pas les caractères chimiques. Ainsi les morsures seraient inhibées ou au moins deviendraient hésitantes.

CONCLUSION

Les séries 1 et 2 nous ont montré que le déroulement de la première phase était indépendant de l'état de la proie (morte ou vivante) avec toutefois une attraction plus grande pour les Souris vivantes.

Dans la 3^e série nous avons vu qu'une peau de Souris était plus attractive, dans cette première phase, que le corps. Ce dernier serait peut-être même légèrement répulsif pour les Vipères car, lors des premières présentations, il n'est jamais mordu alors que les leurres sans caractères chimiques de Souris sont mordus dans la moitié des cas.

La série 4 nous a montré qu'à l'aide de proies inhabituelles (Batraciens) on pouvait déclencher la première phase du comportement de chasse.

Dans la série 5, nous avons étudié, à l'aide de leurres, l'influence des caractères chimiques de Souris sur le déroulement de la première phase. Ces expériences nous ont montré que le déroulement de

cette phase était indépendant des caractères chimiques de Souris. Par conséquent, la vision est suffisante dans le déroulement de cette phase. Cependant, les stimuli chimiques peuvent aider la vision (cas de la peau et du corps de Souris). On a souvent fait intervenir en premier lieu les sens chimiques, en particulier l'odorat par l'intermédiaire de la langue. Il est vrai qu'au cours de cette phase les sorties de langue peuvent être assez fréquentes, mais comme nous l'avons montré elles n'ont pas grande signification dans la poursuite des proies avant morsure. Notons que les sorties de langue sont fréquentes lorsque la Vipère se déplace spontanément et on a souvent tendance à lui attribuer un rôle qu'elle n'a pas.

B. — EXPERIENCES EFFECTUEES AVEC DES VIPERES PRIVEES EXPERIMENTALEMENT DE CERTAINS SENS

Nous étudierons maintenant cette première phase chez des Vipères privées expérimentalement de certains sens.

1. — VIPÈRES AUX NARINES OBSTRUÉES.

Les narines des Vipères ont été obstruées avec de la peinture noire à séchage rapide. Cette peinture, mise à l'extérieur, pénétrait un peu à l'intérieur, tout en se solidifiant. Pour assurer une obturation étanche, on ajoute à l'extérieur une lentille de peinture à l'emplacement de la narine, tout en débordant de chaque côté.

Proies : Souris vivantes (blanches ou grises) et leurre (Souris blanche d'étoffe).	
Nombre de Vipères aux narines obstruées utilisées	2 (1 ♂ et 1 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	4
Alertes et poursuites	4
Morsures (4 expériences)	6

Quelle que soit la nature de la proie présentée (Souris vivante ou leurre), la première phase se déroule comme chez les Vipères normales. Ainsi les narines ne jouent aucun rôle dans cette première phase, puisque leur obturation n'entraîne pas de modification de comportement.

2. — VIPÈRES DONT ON A COUPÉ L'EXTRÉMITÉ DE LA LANGUE.

Les pointes de la langue des Vipères ont été coupées juste en arrière de la bifurcation.

Proies : Souris vivantes (blanches, rousses ou grises) et tuées (1 h à 24 h avant) par d'autres Vipères.	
Nombre de Vipères aux pointes de langue coupées, utilisées	5 (2 ♀ et 3 ♂)
Nombre d'expériences réalisées	12
Alertes et poursuites	11
Alerte	1
Morsures (11 expériences)	11
Saisie	1 pendant 5 s

Là encore, la première phase se déroule de la même manière que chez les Vipères normales. Au cours de l'alerte ou de la poursuite, il peut y avoir ou non des mouvements de langue à l'extérieur. Mais il est bien évident que les pointes de langue étant coupées, le transport des particules odorantes sur les organes de Jacobson qui s'effectue par l'intermédiaire de ces pointes ne peut avoir lieu. Ainsi, dans la première phase, la langue n'intervient pas directement malgré son apparence fonctionnelle.

3. — VIPÈRES AVEUGLÉES EXPÉRIMENTALEMENT.

Avec les Vipères aux yeux recouverts d'un vernis noir opaque, nous avons fait plusieurs séries d'expériences.

1^{re} série: Des Souris (vivantes ou mortes) sont traînées sur le sol à proximité de la tête des Vipères.

Proies : Souris (vivantes ou tuées 24 h au maximum auparavant par d'autres Vipères) traînées sur le sol.

Nombre de Vipères aveuglées utilisées	2 (♂)
Nombre d'expériences réalisées	8
Alertes	7
Vipère lovée prête à se détendre	1
Morsures (4 expériences)	4
Saisies (3 expériences)	4
Durée de saisie notée	2 mn 45 s
Tentatives de morsures (2 expériences)	2

Remarques: Au cours d'une expérience, une Vipère a saisi deux fois la Souris et l'a mordue 1 fois. La morsure a lieu généralement lorsque la Souris passe à 4 ou 5 cm du museau de la Vipère. Pour la saisie, cette distance peut aller jusqu'à 1 cm ou même lors du contact.

L'alerte a lieu mais se manifeste d'une manière un peu différente de celle des Vipères intactes. Très généralement la Souris est détectée dans un rayon d'une dizaine de cm autour de la tête de la Vipère. Celle-ci peut réagir différemment: ou bien elle le love, prête à se détendre, ou bien l'alerte se manifeste par des mouvements lents de la tête avec ou sans sorties de langue; il peut même y avoir début de poursuite. La première phase se termine par une saisie ou morsure, mais disons ici que la saisie des proies est plus fréquente que chez les Vipères normales; nous étudierons ce problème un peu plus loin. D'autre part, il peut y avoir des morsures manquées, ce qui prouve que la vue aide à la détection et surtout à la localisation précise de la proie.

2^e série: Souris (vivantes ou mortes) balancées sans toucher le sol, à proximité de la tête des Vipères.

Proies : Souris (vivantes ou tuées par la Vipère d'expérience ou par d'autres de 1 h à 5 jours auparavant) balancées devant les Vipères sans toucher le sol.

Nombre de Vipères aveuglées utilisées	4 (3 ♂ et 1 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	16
Alerte	15
Vipère immobile, sort sa langue (oscillations rapides)	1
Morsures (2 expériences)	2
Saisie (1 expérience)	1
Tentative de morsure (1 expérience)	1
Expériences sans saisies ou morsures ou tentatives	12

Remarques: Lorsque la morsure ou la prise existent, elles sont déclenchées très souvent par un frôlement de la Souris sur le museau de la Vipère.

En effectuant cette série d'expériences nous avons voulu étudier dans quelles conditions se déroulait cette première phase chez des Vipères aveuglées.

Dans ce cas, l'alerte qui a lieu est un peu particulière. Généralement la détection de la proie balancée se traduit chez la Vipère par des sorties de langue et des mouvements lents de la tête. Alors que chez les Vipères intactes les déplacements des proies étaient suivis précisément de leur tête et d'une façon synchrone, ici les mouvements de la tête de la Vipère ne sont pas en accord avec les oscillations de la proie. Ils sont beaucoup plus lents. Des oscillations rapides de la proie n'effraient pas la Vipère comme nous le verrons plus loin avec des leurres; la Vipère reste en général immobile, remue très peu la tête et sort sa langue à plusieurs reprises. La localisation de la proie semble peu précise dans ce cas. La morsure ou saisie est exceptionnelle et n'a lieu que lorsque la proie frôle le museau de la Vipère, et quand les oscillations sont modérées.

Ces deux séries d'expériences nous laissent penser que, chez les Vipères aveuglées, l'impression chimique et les vibrations du sol que la proie engendre jouent un rôle dans la détection et la localisation de cette proie. Nous avons étudié l'importance relative de ces deux facteurs en effectuant deux autres séries d'expériences analogues aux précédentes, mais en remplaçant les proies par des leurres sans caractères chimiques de Souris.

3^e série: Souris blanches en étoffe traînées sur le sol à proximité de la tête des Vipères.

Proies: leurre (« Souris blanche » en étoffe) traînée sur le sol devant les Vipères.

Nombre de Vipères aveuglées utilisées	1 ♂
Nombre d'expériences effectuées	5
Alertes	3
Morsures (2 expériences)	2
Expériences sans morsures	3

Remarques: Au cours d'une expérience, une morsure du leurre s'est effectuée lorsqu'il est passé à environ 5 cm du museau de la Vipère.

En fonction de la motivation interne de la Vipère au moment de l'expérience, l'intérêt du leurre peut être nul ou provoquer la morsure. Tous les intermédiaires peuvent apparaître entre ces deux extrêmes. Si la motivation est maximum, la première phase se déroule de la même manière qu'avec une Souris. Dans cette série d'expériences, où ni la vue, ni les sens chimiques n'interviennent, la détection de la proie et sa localisation ne peuvent se faire que par les vibrations du sol.

4^e série: « *Souris blanches* » en étoffe balancées à proximité de la tête des Vipères sans toucher au sol.

Proie: leurre (« *Souris blanche* » en étoffe) balancé au-dessus du sol devant les Vipères.

Nombre de Vipères aveuglées utilisées	4 (3 ♂ et 1 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	18
Expériences sans alerte	16
Expériences où la Vipère se love	2
Tentative de morsure lorsque le leurre frôle le museau de la Vipère (1 expérience)	1
Expériences sans morsure ni tentatives	17

Remarques: Dans une expérience le leurre frôle le museau de la Vipère, elle souffle et recule. Lorsque les oscillations du leurre sont rapides, généralement la Vipère, après quelques sorties de langue, fuit.

Dans ce cas, l'alerte n'existe pas. Quelquefois la Vipère se love, fuit et siffle particulièrement lorsque les oscillations du leurre sont rapides. Ce comportement, qui est une réaction de défense, est probablement en relation avec le déplacement d'air créé par les oscillations du leurre; en effet, on peut obtenir une réaction analogue en soufflant sur la tête de la Vipère. Lorsque l'on touche le museau de la Vipère avec le leurre, cette dernière peut réagir en mordant ou tentant de mordre le leurre mais, là encore, c'est une réaction de défense, car l'alerte caractéristique de l'intérêt porté à une proie n'existe pas. Ces résultats sont différents de ceux de la série 2 obtenus avec des oscillations de Souris. Aussi, peut-on dire que chez les Vipères aveuglées, la détection des proies balancées sans toucher le sol s'effectue uniquement par l'intermédiaire des sens chimiques.

4. — VIPÈRES AVEUGLÉES AVEC LES POINTES DE LA LANGUE COUPÉES. Nous avons fait des expériences analogues à celles effectuées avec les Vipères aveuglées.

a) *Souris et objets sans caractères chimiques de Souris balancés à proximité de la tête des Vipères sans toucher le sol.*

Proie: comparaison entre des Souris (vivantes ou mortes) et des objets sans caractères chimiques de Souris (« *Souris en étoffe* », extrémité d'un bâton) balancés au-dessus du sol.

Nombre de Vipères utilisées	2 (♂)
Nombre d'expériences réalisées	5

	Souris	Leurres
Vibrations de l'air à peine perçues	1 expérience	1 expérience
Détection, la Vipère se love, immobile	4 »	4 »
Morsures	0 »	0 »

Les résultats obtenus avec les Souris et les objets sans caractères chimiques de Souris sont analogues. De plus, les résultats sont en accord avec ceux de la 4^e série précédente. Ces expériences confirment ainsi ce que nous avons énoncé précédemment.

b) *Souris et objets sans caractères chimiques de Souris entraînés sur le sol à proximité de la tête des Vipères.*

Proie : Comparaison entre des Souris (vivantes ou tuées) et des objets sans caractères chimiques de Souris (« Souris d'étoffe », extrémité d'un bâton) *entraînés ou agitées sur le sol.*

Nombre de Vipères utilisées	2 (♂)
Nombre d'expériences réalisées	5

	Souris	Leurres
Alerte, bonne localisation de la proie	3 expériences	3 expériences
Alerte et poursuite	2 »	2 »
Morsures	1 dans 4 exp.	0 »
Tentatives de morsure	1 dans 1 exp.	1 dans 4 exp.
Expériences sans morsure ou tentative	0 expérience	1 expérience

L'analogie des résultats obtenus avec les Souris et objets sans caractères chimiques de Souris confirment ceux de la 3^e série d'expériences réalisées avec des Vipères aveuglées.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les différentes expériences effectuées avec des Vipères intactes et privées de certains sens, avec des Souris et des leurres, ces derniers avec ou sans caractères chimiques de Souris, nous ont permis de comprendre le déroulement de la première phase de comportement de chasse et de capture de *Vipera aspis*.

Tout d'abord, *la motivation interne de la Vipère joue un grand rôle dans ce comportement.* Des différents organes des sens susceptibles de guider la Vipère dans cette phase, *c'est la vue qui prédomine.* Ceci est mis en évidence par les expériences effectuées avec des Vipères intactes et des leurres sans caractères chimiques de Souris (rôle chimique écarté). Les Vipères réagissent de la même manière qu'avec des proie. L'amputation de la langue, pas plus

que l'obturation des narines ne modifient cette phase du comportement. Si, par contre, la vision est supprimée expérimentalement, la première phase peut se dérouler mais d'une façon qui n'est plus stéréotypée. Lorsque des leurres sans caractères chimiques de Souris sont traînés sur le sol, à proximité de Vipères aveuglées, les réactions (alerte, localisation de la proie) sont analogues à celles obtenues avec des Souris. Les mêmes Souris ou leurres sans caractères chimiques de Souris, balancées sans toucher le sol, devant des Vipères aveuglées avec les pointes de la langue coupées, ne déclenchent pas d'alerte; il peut y avoir seulement une détection en relation avec les vibrations de l'air entraînant une réaction de défense; par contre, si l'on traîne les mêmes Souris et leurres devant les Vipères, il y a réaction d'alerte (il peut même y avoir poursuite) et localisation de la proie. Dans ce cas la détection de la proie se fait donc surtout par les vibrations de substratum, l'influence chimique est beaucoup moins importante.

La localisation de la proie est beaucoup moins précise que chez les Vipères non aveuglées. La technique des leurres nous a montré que la vision est plus une vision de mouvements que de forme. Elle permet également de noter une discrimination des couleurs.

Avant d'entreprendre l'étude de la deuxième phase du comportement de chasse, nous allons étudier plus en détail quelques points particuliers dépendant de la première phase. Nous envisagerons les conditions dans lesquelles la proie est mordue ou saisie, le nombre de morsures successives que l'on peut déclencher par une stimulation nutritionnelle et enfin le temps séparant la morsure de la mort chez les Souris mordues successivement par une même Vipère.

ETUDE DES FACTEURS QUI DETERMINENT LA MORSURE OU LA PRISE D'UNE PROIE

1. — RÔLE DE L'ÉTAT ET DE LA NATURE DE LA PROIE.

BAUMANN (1929) parle de saisies des Souris mortes et de morsures de Souris vivantes sans préciser davantage. Il nous faut d'abord définir ce que nous appelons morsure et saisie. La morsure est le phénomène par lequel une Vipère envenime une proie sans immobilisation de celle-ci, elle frappe la gueule ouverte (les crochets venimeux pénètrent ainsi dans la proie) et se retire. L'envenimation est instantanée. Dans la saisie par contre, la Vipère maintient sa proie, les crochets ayant pénétré dans celle-ci, l'envenimation est plus longue et dure le temps de la saisie.

ASPICS UTILISÉES	NATURE ET ÉTAT DE LA PROIE	NOMBRE DE MORSURES	NOMBRE DE SAISIES
Normales	Souris vivante	26	6
» »	Souris tuées mais non par la Vipère d'ex- périence	4	3
» »	Peau de Souris	13	4
» »	Corps de Souris	1 (pas franche)	0
» »	Leurres sans impres- sion chimique de Souris	44	0
Narines bouchées	Souris vivantes	5	0
Extrémités de langue coupées	» »	9	1
» »	Souris tuées mais non par la Vipère d'ex- périence	2	0
Aveuglées	Souris vivante	8	8
» »	Souris tuées	3	2
» »	Leurre sans impres- sion chimique de Souris	2	0
Aveuglées et langue coupée	Souris vivantes	3	0
TOTAL		120	24

TABLEAU 6. — Etude de la prise et de la morsure de la proie en fonction de sa nature, de son état et des Vipères utilisées (normales ou privées expérimentalement de certains sens)

A l'aide des résultats qui figurent dans le tableau 6, nous allons considérer les facteurs déterminant la morsure ou la saisie. Les résultats globaux nous montrent que la morsure est le phénomène général de capture des proies, alors que la saisie est beaucoup moins fréquente et n'a lieu que dans certaines conditions bien particulières.

a) *Vipères intactes.*

Lorsque les Souris sont vivantes, les saisies peu fréquentes ont généralement lieu à la suite de plusieurs morsures. Nous étudierons ce problème en détail plus loin. Les saisies sont plus fréquentes avec des Souris mortes qu'avec des Souris vivantes. L'état de la proie joue donc un rôle important dans la manière dont la Vipère capture cette dernière. De plus, les expériences effectuées avec des leurres nous montrent que la saisie a lieu seulement si les caractères chimiques de la proie le permettent. Ainsi les sens chimiques et peut-être plus particulièrement le goût interviendraient dans une très large part dans la saisie.

b) *Vipères privées expérimentalement de certains sens.*

Les résultats sont semblables à ceux obtenus avec des Vipères normales sauf pour les Vipères aveuglées auxquelles on présente des Souris vivantes. Dans ce cas les saisies et morsures sont en nombre égal. Le résultat laisse penser que les Vipères compenseraient la perte de leur vue, dans le comportement de chasse, par la saisie de leur proie.

On peut intégrer la saisie dans la chaîne de comportement comme suite ou plutôt comme renforcement de la morsure: en effet, si un seul de ces phénomènes se produit, c'est toujours la morsure.

2. — RÔLE DE LA QUANTITÉ DE VENIN CONTENUE DANS LES GLANDES.

Comme nous l'avons dit plus haut, la saisie survenant assez souvent après quelques morsures préalables, au moins chez les Vipères normales et en présence de Souris vivantes, il nous faut penser à l'action de la quantité de venin contenu dans les glandes sur ces deux phénomènes. Déjà dans une note antérieure (NAULLEAU, 1964), nous avons posé la question sans y répondre. Pour éclairer ce problème, 9 expériences ont été réalisées avec 3 Vipères (2 ♂ et 1 ♀). Nous avons vidé les glandes à venin de ces Vipères par pression du pouce et de l'index, puis nous avons présenté des proies à ces aspics après des temps variant de 2 h à 3 jours. Dans ce cas, les saisies sont d'autant plus nombreuses que les proies sont présentées aux Vipères dans des temps plus courts après la « vidange » des glandes à venin.

On peut donc penser que la quantité de venin contenu dans les glandes intervient dans le mode de capture des proies. Lorsque le venin est abondant, la capture des proies se ferait uniquement par morsure, par contre lorsqu'il est en faible quantité, la capture se ferait par saisie. Ainsi, dans la morsure l'envenimation est rapide, par contre dans la saisie elle est beaucoup plus longue, la durée de l'envenimation compenserait la faible quantité de venin dont dispose la Vipère pour tuer sa proie.

3. — DURÉE DE LA SAISIE.

Nombre de Vipères utilisées (normales, aveuglées, pointes de langue coupées)	6 (3 ♂ et 3 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	22
Expériences où la saisie est interrompue naturellement par fuite de la Souris	18
Expériences où la saisie est interrompue expérimentalement par retrait de la Souris	4
Durée minimum de la saisie	4 s
Durée maximum de la saisie	3 mn 52 s
Durée moyenne de saisie	1 mn 2 s

Lorsque la saisie se produit, sa durée est très variable de quelques secondes (4 s) à quelques minutes (3 mn 52 s); cette durée dépend de la vivacité de la Souris et de l'endroit de la saisie. Si une Souris vigoureuse saisie peut mordre la Vipère, celle-ci lâche prise lorsque la Souris la mord. La proie peut se dégager en se débattant. Dans ce cas, la saisie est de courte durée. Lorsque la Souris est bien saisie et ne peut se défendre, la Vipère la maintient généralement jusqu'à ce qu'elle ne bouge plus, tout en essayant quelquefois de la déglutir en même temps. Dans ces conditions, la saisie est assez longue. En outre, la durée de la saisie est inversement proportionnelle à la quantité de venin contenu dans les glandes de la Vipère. Pour des Souris mortes, la saisie est de courte durée lorsqu'elles ne sont pas animées expérimentalement.

NOMBRE DE MORSURES OU PRISES SUCCESSIVES
QUE L'ON PEUT DECLENCHER CHEZ UNE VIPERE
PAR PRESENTATION D'UNE PROIE OU D'UN LEURRE
(TABLEAU 7)

Selon BAUMANN (1929), une répétition de la morsure est difficile à obtenir. Ce n'est pas ce que nous observons. En étudiant systématiquement ce phénomène, nous avons obtenu fréquemment plusieurs morsures ou saisies consécutives chez une même Vipère, sans que ces manifestations résultent d'un comportement de défense. Dans le tableau 7 nous avons porté les résultats obtenus lorsqu'il y a eu au moins 3 morsures ou saisies consécutives. Il faut remarquer que l'influence de la quantité de venin sur le mode de capture est mis en évidence ici encore: les saisies ont lieu généralement après quelques morsures. Bien que le facteur individuel soit important, la répétition de la morsure est réalisable.

TEMPS SEPARANT LA MORSURE DE LA MORT
CHEZ PLUSIEURS SOURIS MORDUES SUCCESSIVEMENT
PAR UNE MEME VIPERE (TABLEAU 8)

Après avoir réussi à déclencher plusieurs morsures ou saisies consécutives chez une même Vipère, à la présentation d'une proie, il nous était facile de changer de proie à chaque morsure provoquée, pour étudier le temps séparant la morsure de la mort chez les différentes Souris présentées successivement.

Selon BAUMANN (1929), le temps séparant la morsure de la mort est plus long lorsqu'une Vipère mord une deuxième Souris, mais il ne nous donne pas de renseignements précis à ce sujet.

A chaque expérience, 2 à 4 Souris de même poids ont été mordues successivement par une même Vipère (tableau 8). Là

ASPICS	DATE DE L'EXPÉRIENCE	NOMBRE DE MORSURES OU SAISIES CONSÉCUTIVES	NATURE DE LA PROIE
			MORDUE <i>Souris morte (S.M.)</i> <i>ou vivante (S.V.)</i> <i>peau bourrée (P.S.B.)</i> <i>leurres sans</i> <i>caractères chimiques</i> <i>de Souris (L.)</i>
♂ 3	20 août 1962 matin	2 M 2 M 1 S 1 S	S.V. S.V. P.S.B. P.S.B.
»	après-midi	1 M	S.V.
♂ jeune	21 août 1962	3 M	S.M.
♂ 3	29 août 1962	1 M 2 M	S.V. P.S.B.
♂ 1	28 novembre 1962 15 h 30	1 M 2 M	S.V. P.S.B.
»	18 h	1 M 2 M	P.S.B. S.V.
♂ 3	4 décembre 1962	2 M 4 M 2 M 1 M et 1 S	S.V. L. L. P.S.B.
♀ 4 a	7 décembre 1962	3 M	S.V.
♀ 5	11 janvier 1963	3 M	S.V.
♂ 7	16 janvier 1963	3 M 1 M	S.V. P.S.B.
♂ 3	30 janvier 1963	3 M 2 M	L. P.S.B.
♀ 5	14 février 1963	3 M 2 M	S.V. L.
»	27 février 1963	2 M et 1 S	S.V.
♂ 1	14 mars 1963	1 M 4 M	S.M. S.V.
♂ 7	» »	4 M	S.V.
♀ 4 a	27 mars 1963	2 M 2 S	L. S.V.
♂ 3	28 mars 1963	1 M 3 M	L. S.V.
♀ 4 a	7 mai 1963	2 M 1 M 1 S	L. L. P.S.B.
♂ 3	18 juin 1963	4 M	L.
♂ 1	» »	4 M 2 M 2 M	L. P.S.B. P.S.B.
»	20 août 1963	1 M 2 M	S.V. L.
♂ 1 aveuglé	22 août 1963	2 S et 1 M	S.M.
♀ 5 narines bouchées	15 juillet 1964	2 M 1 S	S.V. S.M.
♂ 3 langue coupée	28 juillet 1964	3 M	S.V.

TABLEAU 7. — Nombres de morsures ou de saisies consécutives
que l'on peut déclencher chez une Vipère
par présentation d'une proie ou d'un leurre

ASPIQS	POIDS DES VIPÈRES DES SOURIS		NOMBRE DE MORSURES OU SAISIES ET LIEU				TEMPS SÉPARANT LES MORSURES		TEMPS SÉPARANT LES MORSURES		TEMPS SÉPARANT LES MORSURES		
	en g	en g	1 ^{re} Souris	2 ^e Souris	3 ^e Souris	4 ^e Souris	MORT 1 ^{re} Souris	TEMPS SÉPARANT LES MORSURES de la 1 ^{re} et 2 ^e Souris	MORT 2 ^e Souris	TEMPS SÉPARANT LES MORSURES de la 2 ^e et 3 ^e Souris	MORT 3 ^e Souris	TEMPS SÉPARANT LES MORSURES de la 3 ^e et 4 ^e Souris	
♀ 4 a	58,5	25	1 S sur le dos 23 s	1 S sur le cou 4 s	1 S retraits après 58 s		4 mn 08 s		11 mn 56 s		Pas morte		
♂ 7	38	25	1 M sur le cou	1 M à la base de l'oreille	1 M sur le cou		16 mn 30 s	0 mn 59 s	18 mn 07 s	1 mn 26 s	Plus de 2 h		
♂ 3	71	26	1 M sur le cou	1 S sur le dos 3 mn 52 s	1 M		21 mn	2 mn	Pas morte				
♂ 6	76,5	24	1 S au flanc 23 s	1 M			40 mn après avoir été relâchées		15 mn 30 s				
♀ 5	58,5	18	1 M à la tête	1 S sur le dos 15 s	1 M sur le dos		3 mn 20 s	0 mn 50 s	12 mn 20 s	1 mn 45 s	14 mn 22 s		
»	59	27	1 M sur le dos	1 M à la tête	1 M sur la hanche gauche		20 s	1 mn	24 mn 45 s	1 mn 30 s	35 mn 20 s		
♂ 1	106	27	1 M	1 M à la tête			4 mn 35 s	0 mn 46 s	0 mn 44 s				
»	103	27	1 M sur le dos	1 M au côté droit	1 M au côté gauche	1 M sur la cuisse gauche	4 mn 41 s	1 mn 54 s	47 mn 08 s	3 mn	32 mn 45 s	4 mn 21 s	7 mn 30 s
♂ 7	36	29	1 M sur le dos	1 M sur l'épaule droite	1 M sur le dos	1 M sur la hanche droite	2 mn 20 s	2 mn 30 s	9 mn 25 s	1 mn 55 s	40 mn	1 mn 54 s	Pas morte
♀ 4 a	48,5	26	1 S sur le dos 5 s	1 S sur la tête 43 s	1 S sur les hanches		58 s	1 mn 52 s	3 mn 02 s				
♂ 3	75,5	26	1 M sur le dos	1 M sur les épaules 53 s	1 S sur les hanches après le dégagement		8 mn 12 s	0 mn 39 s	38 mn 10 s	48 s	39 mn 05 s		
♂ 7	49	19	1 M sur les hanches	1 M sur le dos			1 mn 52 s	2 mn 20 s	16 mn 30 s				
♂ 1	103	27	1 M à la tête	1 M sur le dos			5 mn 10 s	2 mn 29 s	6 mn 25 s				

TABLEAU 8. — Temps en minutes séparant la morsure de la mort chez plusieurs Souris mordues successivement par une même Vipère
(M = morsure ; S = saisie)

encore souvent les saisies ont lieu après 1 ou 2 morsures. Nous retrouvons ici l'action de la quantité de venin contenu dans les glandes sur le mode de capture des proies. Généralement, le temps qui sépare la mort de la morsure augmente avec le nombre de Souris mordues. Il arrive quelquefois que ce temps soit plus court, l'endroit de la morsure joue alors un rôle important. Une morsure à la tête entraîne une mort plus rapide. Intervient également le temps séparant la morsure précédente de la morsure considérée. Celle-ci n'entraîne pas toujours la mort. Dans ce cas la dose de venin contenue dans les glandes serait insuffisante pour tuer la proie. Il est bon de préciser ici les différences de manifestations de l'envenimation que l'on remarque chez les Souris mortellement mordues et les autres. Chez les Souris mordues mortellement, quelque soit la rapidité de la mort, on n'observe aucune enflure à l'endroit de la morsure ; si elle n'est pas marquée d'une goutte de sang, elle est souvent difficile à voir. Ces Souris sont vite animées de soubresauts qui annoncent la mort très prochaine. Chez les Souris mordues ne succombant pas, il apparaît une enflure locale autour de la morsure, elle peut s'étendre plus ou moins. En dehors du sang qui peut sortir de la morsure, l'endroit où celle-ci a eu lieu est localisable par la présence d'un hématome. Ces Souris qui subissent quand même l'action du venin ne sont jamais animées de soubresauts. Cette action se manifeste, en plus de l'enflure, par une certaine immobilité de la Souris et un hérissément des poils. L'enflure et la zone violacée peuvent demeurer quelques jours. D'après les résultats du tableau 8, il semble que la reconstitution du venin chez la Vipère, tout au moins en ce qui concerne les doses nécessaires à tuer les proies, est relativement rapide.

D'après WIEDEMANN (1931), le temps séparant la mort de la Souris de la morsure par *Vipera aspis* est de 12 à 15 minutes et malgré de nombreuses expériences il n'a pas obtenu de temps beaucoup plus courts comme on le trouve dans la littérature. Au cours de nos expériences (tableau 8) nous avons obtenu des temps très inférieurs principalement pour les premières Souris mordues. D'autres résultats du même ordre ont été obtenus au cours d'autres expériences.

CONCLUSION

La saisie des proies considérée comme suite ou plutôt comme renforcement de la morsure dans la chaîne de comportement a lieu dans des conditions bien particulières. Les impressions chimiques de proie qui ne sont pas nécessaires pour la morsure sont indispensables pour la saisie. De plus, la saisie dépend, outre le facteur individuel, d'une interaction de plusieurs facteurs tels que l'état de la proie, le nombre de morsures préalables et par conséquent

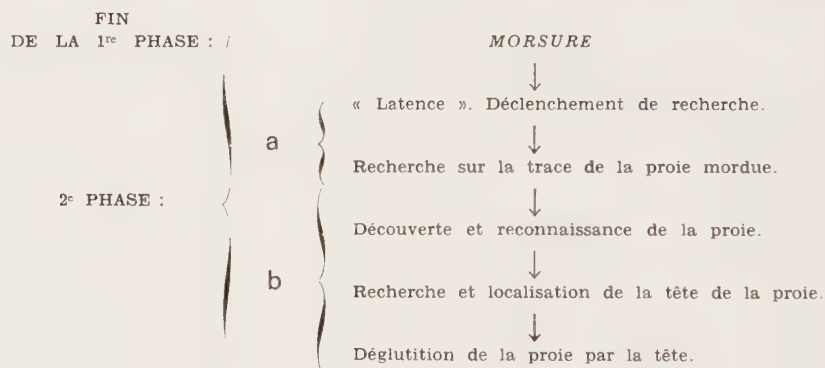
la quantité de venin contenue dans les glandes au moment de la capture. La durée de la saisie est variable.

On peut déclencher plusieurs morsures ou saisies consécutives chez une Vipère en lui présentant une proie. Dans ce cas, ce phénomène est lié à la prédation.

Le temps séparant la morsure de la mort augmente lorsque le nombre des Souris mordues par une même Vipère augmente. Parfois, même à la limite, la dernière Souris mordue ne meurt pas.

V. — ETUDE DE LA DEUXIEME PHASE DU COMPORTEMENT DE CAPTURE

Avant d'étudier en détail cette chaîne de comportement, nous en rappellerons schématiquement le déroulement, en notant la fin de la première phase.



* ETUDE DE LA PARTIE « a » DE LA DEUXIEME PHASE DU COMPORTEMENT DE CHASSE

1. — PROIES VIVANTES MORDUES PAR LES VIPÈRES D'EXPÉRIENCES (voir p. 437).

Les traces de Souris mordues encore vivantes étaient effectuées soit en faisant marcher les Souris, soit en les traînant à l'aide d'une ficelle fixée à une canne à pêche.

Dans tous les cas où la première phase s'est terminée par une morsure ou une saisie, il y a déclenchement de recherche typique. Il se manifeste par des mouvements amples du corps, la tête reste près du sol, les sorties de langue sont nombreuses. Cette recherche commence en moyenne 1 minute après la morsure ou la saisie. Elle fait suite à une période d'immobilité « latence » marquée quelquefois par des sorties de langue, celle-ci restant longtemps

à l'extérieur pendant que les deux pointes vibrent. Lorsque la Vipère a retrouvé la trace de la Souris, il s'établit une recherche orientée et précise sur cette trace. Dans la majorité des cas, la trace de la Souris est suivie sur toute sa longueur, même sur des distances importantes, et conduit à la découverte de la proie. Dans quelques cas la trace est partiellement suivie sur une petite distance (0,50 m). On voit ainsi l'intérêt de faire des pistes assez longues pour avoir des résultats valables, car la Vipère peut suivre la trace sur une petite distance et être incapable de continuer si elle est plus longue ; BAUMANN (1929), qui effectuait ses expériences dans un terrarium cubique de 1 m de côté, était très limité dans la longueur de ses pistes. Dans très peu de cas, la trace est mal suivie. Lorsque cette piste est suivie partiellement ou qu'elle l'est mal, ce n'est probablement qu'une question de motivation de la Vipère au moment de l'expérience, car dans des conditions apparemment identiques on peut obtenir une recherche totale et parfaite. Les Vipères ont à résoudre ce problème naturellement. En effet, lorsque les Vipères mordent une proie vivante, celle-ci s'éloigne après la morsure et les Vipères doivent alors la rechercher en suivant sa trace jusqu'à sa découverte.

2. — PROIES TUÉES PAR LES VIPÈRES D'EXPÉRIENCE.

a) *Souris tuées par les Vipères traînées sur le sol aussitôt après la morsure.*

Nombre de Vipères utilisées	7 (4 ♂ et 3 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	13
Déclenchement de recherche	13
Recherche sur la trace :	
totale conduisant à la proie	12 (sur 1,50 m à 7,50 m)
partielle et mauvaise	1 (sur 1 m)

b) *Souris tuées par les Vipères, traînées sur le sol quelque temps après la morsure.*

Recherche sur la trace faite :

25 mn après morsure (♂ 1)	partielle, mauvaise sur 0,50 m
8 mn après morsure sur différents substrats (♀ 5)	totale sur 3 m
30 mn après morsure (♀ 5)	négative

Avec cette dernière série d'expériences, nous commençons à poser aux Vipères des problèmes inhabituels pour voir comment elles vont réagir et pour essayer d'expliquer au mieux le déroulement de cette deuxième phase. Comme les proies ont été tuées par les Vipères (par morsures ou saisies), il se produit toujours un déclenchement de recherche, mais ce qui nous intéresse principa-

lement ici, c'est la recherche sur la trace laissée par la Souris morte, traînée au préalable sur le substratum du terrarium. Là encore, comme dans la plupart des cas de la série précédente, si la trace de la Souris n'est pas faite trop longtemps après la dernière morsure, elle est suivie sur toute sa longueur. La Vipère suit d'autant plus difficilement la trace laissée par la Souris que l'intervalle de temps, séparant la morsure de la découverte de cette trace, s'allonge. Elle peut même devenir impossible. Dans ce dernier cas, une nouvelle morsure de la proie favorise la poursuite de celle-ci d'après sa trace. Ce comportement assez curieux est difficile à expliquer, mais on peut penser que les trois phénomènes : morsures ou saisies, déclenchement de recherche et recherche sur la trace de la Souris, sont intimement liés. Lorsqu'on peut déclencher plusieurs morsures successives chez une même Vipère, une morsure diminue la réaction au stimulus visuel pendant la recherche de la proie tuée. Par contre, lorsqu'on ne peut déclencher qu'une morsure chez une Vipère, celle-ci bloque la réaction au stimulus visuel pendant la recherche de la proie tuée, comme l'a remarqué DULLEMEIJER (1961) chez *Crotalus ruber*. De plus, selon DULLEMEIJER (1961), après la morsure, l'intensité de la réaction au stimulus olfactif (maximale aussitôt la morsure) diminuait progressivement tandis que, pendant le même temps, l'intensité de la réaction au stimulus visuel augmentait. Ce phénomène est très voisin de celui que nous avons observé et relaté plus haut.

A. — ROLE DE LA MORSURE
DANS LE DECLENCHEMENT DE RECHERCHE
ET DANS LA RECHERCHE A LA TRACE DE LA PROIE

Pour étudier le rôle de la morsure, nous l'avons supprimée expérimentalement.

1. — PRÉSENTATION DE PROIES VIVANTES SANS MORSURE PRÉALABLE.

On présente à des Vipères, des Souris vivantes animées devant elles et traînées sur le substratum. On évite que les Vipères mordent les Souris.

a) *Expériences effectuées avec des Vipères normales.*

Proies : Souris vivantes traînées sur le sol sans morsure préalable des Vipères d'expérience.

Nombre de Vipères normales utilisées	6 (3 ♂ et 3 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	9
Alerte	9
Poursuite	4
Déclenchement de recherche	8
Impossibilité de suivre la trace de la Souris	9

La proie vivante détermine l'alerte et même la poursuite chez la Vipère (phénomènes appartenant à la 1^{re} phase). Il se produit généralement un déclenchement de recherche. Mais il est très différent de celui que l'on observe après morsure. La recherche n'est jamais très vaste, la Vipère la limite autour de sa position primitive sans jamais s'en éloigner beaucoup. De plus, cette recherche est souvent très brève et la Vipère ne manifeste pas beaucoup d'insistance. La recherche sur la trace de la Souris vivante non mordue n'a jamais lieu. Cette trace ne semble pas détectée par la Vipère, bien qu'elle puisse être traversée à plusieurs reprises.

b) Expériences effectuées avec des Vipères aveuglées.

Proies : Souris vivantes traînées sur le sol sans morsure préalable des Vipères d'expériences.

Nombre de Vipères utilisées	4 (3 ♂ et 1 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	7
Alerte	7
Poursuite	0
Petit déclenchement de recherche	2
Déclenchement de recherche	4
Pas de déclenchement de recherche	1
Recherche sur la trace de la Souris	0

Remarques : Le ♂ 3, immobile sur une brique creuse, arrive à une Souris vivante qui se déplace sur cette brique à une vingtaine de cm, et la mord.

Les résultats obtenus sont analogues aux précédents. Dans un cas une Vipère aveuglée a retrouvé une Souris vivante qui se déplaçait sur la brique à une vingtaine de cm d'elle. Mais il s'agit là plutôt d'une localisation de la proie par vibrations du substrat, comme nous l'avons vu dans la première phase, que d'une poursuite d'après la trace de la proie. Bien que la recherche de la trace de la Souris soit toujours petite et très locale, elle peut durer plus longtemps que chez les Vipères normales.

La Vipère ne suit pas la trace d'une Souris blanche vivante non mordue après avoir suivi une Souris morte, elle aussi non mordue (fig. 19).

La trace d'une Souris vivante non mordue n'étant pas suivie par les Vipères, nous avons essayé d'en chercher les causes. En premier lieu la Souris vivante non mordue laisse-t-elle une trace détectable par les Vipères ? C'est ce que nous envisagerons maintenant.

2. — TRACE D'UNE SOURIS VIVANTE NON MORDUE EFFECTUÉE APRÈS ENVENIMATION D'UNE AUTRES SOURIS.

Comparaison de traces de Souris (tuées ou vivantes) mordues ou saisies par les Vipères d'expérience, et de traces de Souris vivantes non mordues faites à la suite des premières.

Nombre de Vipères utilisées	4 (2 ♂ et 2 ♀)	
Nombre d'expériences réalisées	6	
	Souris vivantes	
Recherche totale sur la trace des	Souris envenimées	non mordues
Souris	5	6
Distances notées sur lesquelles la		
recherche s'est effectuée	1 m - 1,50 m	1,30 m - 2 m

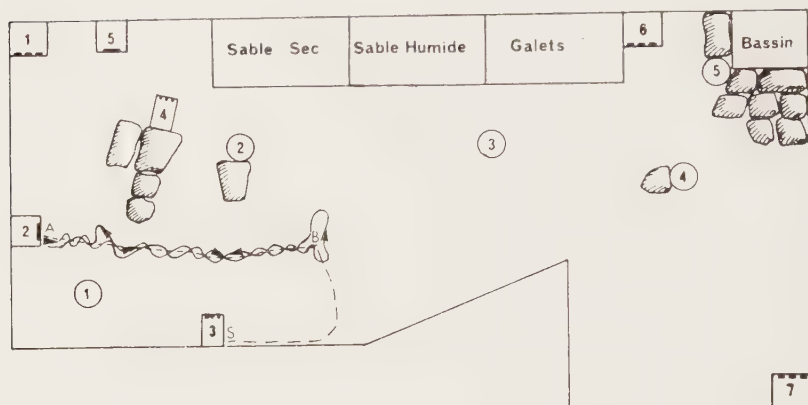


Fig. 19. — Expérience effectuée le 7 septembre 1963 à 10 h 20.

- > Trajet suivi par la Vipère (♂ 3) aveuglée, la flèche indique le sens de déplacement (durée 7 mn 29 s).
 - - - - - Trace d'une Souris tuée le 3 septembre 1963 par morsure, non mordue par la Vipère (A-B).
 Trace d'une Souris vivante, non mordue, se déplaçant sur le substratum (B-S).

La trace de la Souris morte est bien suivie, étroitement et lentement, à l'extrémité de cette piste, la Vipère cherche un peu, mais ne semble pas détecter la trace de la Souris vivante; elle parcourt, à l'envers, la piste de la Souris tuée.

Remarques: Le nombre de cas de recherche totale sur la trace de la Souris, inférieur pour les Souris envenimées, provient du fait que, dans une expérience après saisie d'une Souris vivante, on n'a pas effectué de trace avec celle-ci mais on en a fait une directement avec une Souris vivante non mordue.

Dans tous les cas, la trace de la Souris envenimée et de la Souris vivante non mordue est suivie sur toutes sa longueur. Quelquefois la trace de la Souris vivante est plus difficile à suivre que celle de la Souris envenimée, mais la poursuite est analogue sur les 2 traces (fig. 20).

Ainsi une Souris vivante laisse bien une trace. Mais la Vipère ne peut la suivre que si elle a mordue une proie: la même ou une

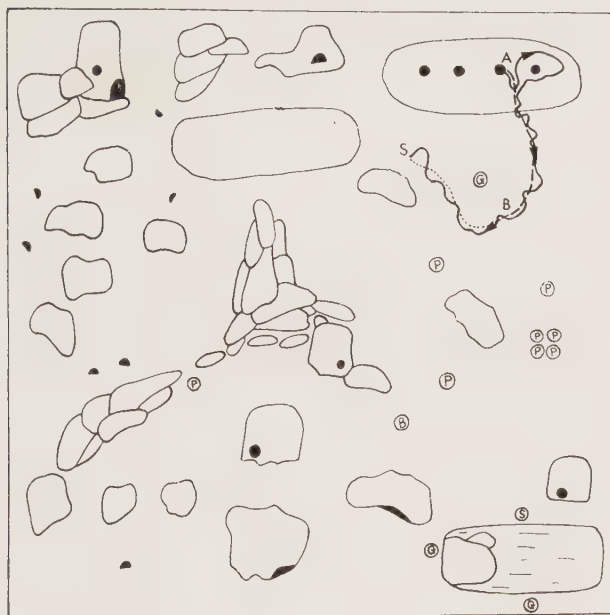


Fig. 20. — Poursuite d'une Souris tuée par morsure et d'une Souris vivante non mordue.

- Trajet suivi par l'Aspic (♂ 6), la flèche indique le sens du déplacement.
- Trace d'une Souris tuée par morsure, mordue par la Vipère d'expérience (A-B).
- .-.- Trace d'une Souris blanche vivante non mordue (B-S).

Les deux pistes sont bien suivies.

autre. Il y a peut-être une certaine sensibilisation de la Vipère du fait qu'elle a mordu une fois ou plutôt une motivation plus intense. Par conséquent, la morsure joue un grand rôle dans le déclenchement de recherche et la poursuite de la proie.

Nous avons essayé de déterminer comment elle pouvait agir. Son action provenait-elle uniquement de l'ouverture de la gueule et en même temps de l'érection des crochets ou de la morsure même de la proie ? Dans ce cas, quels sont les sens qui induisent la recherche de la proie ?

les poils de Souris. Les réactions étant identiques avec ces derniers leurres, il semble que le toucher ne joue pas un grand rôle pour renseigner la Vipère sur la nature de l'objet qu'elle vient de mordre.

Par contre, nos expériences effectuées avec les leurres nous laissent penser que le rôle chimique est important. Nous l'étudierons en détail plus loin après avoir effectué des expériences avec des Vipères privées expérimentalement de certains sens.

**B. — ROLE DE L'ETAT DE LA PROIE
DANS LE DECLENCHEMENT DE RECHERCHE
ET DANS LA RECHERCHE SUR LES TRACES DE SOURIS**

1. — COMPARAISONS DE TRACES DE SOURIS VIVANTES ET TUÉES.

BAUMANN (1929) a montré qu'une Souris morte était plus attractive jusqu'à 2 h environ après la mort. Nous avons fait des expériences avec 4 Vipères aveuglées (3 ♂ et 1 ♀) en utilisant des temps plus longs (moins de 24 h, 5, 6 et 9 jours après la mort). A partir d'une trace commune (Souris tuée par morsure et vivante) nous séparons chacune des 2 traces (fig. 21 et 22). Les Vipères avaient mordu ou saisi une proie avant l'expérience.

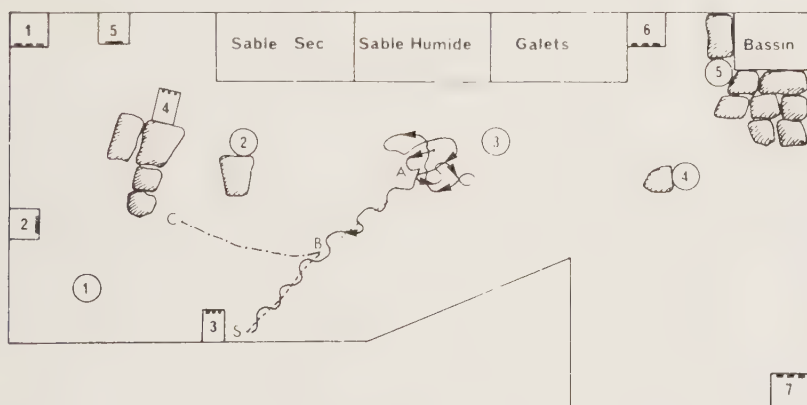


Fig. 21

→ Trajet suivi par l'aspik (♀ 4) aveuglé, la flèche indique le sens du déplacement.

..... Trace commune (A-B) (Souris tuée et vivante).

----- Trace de la Souris tuée par la Vipère peu de temps auparavant (B-S).

——— Trace de la Souris vivante non mordue (B-C).

La piste commune et celle de la Souris tuée sont bien suivies.

La trace commune, lorsqu'elle est trouvée, est généralement bien suivie par les Vipères (fig. 21 et 22). En ce qui concerne les 2 traces séparées, nous devons considérer deux cas :

a) Si la Souris n'est pas morte depuis longtemps (quelques heures jusqu'à 24 h), la trace de la Souris tuée est seule suivie (fig. 21).

b) Si la Souris est morte depuis longtemps (quelques jours, au delà de 5), la trace de la Souris vivante est seule suivie (fig. 22).

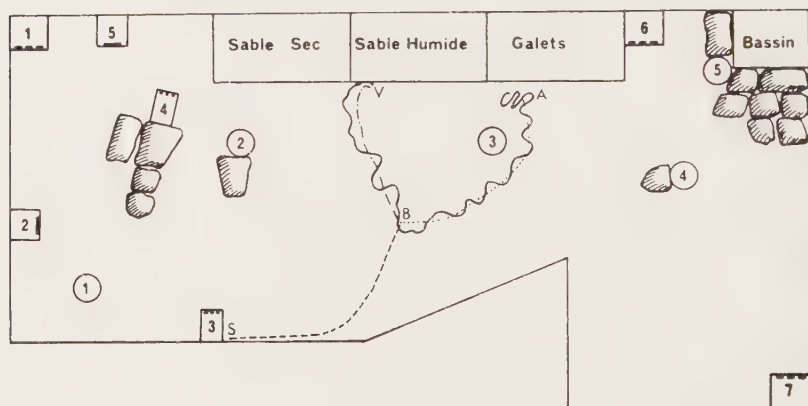


Fig. 22. — Expérience du 29 octobre 1963 à 16 h.

- Trajet suivi par l'aspic (♀ 4) aveuglée, la flèche indique le sens du déplacement.
- Trace commune (A-B) (Souris tuée et vivante).
- Trace de la Souris tuée par morsure le 24 octobre 1963 (B-S) mordue par la Vipère d'expérience.
- . - . - Trace de la Souris vivante non mordue (B-V).

La piste commune et celle de la Souris vivante sont bien suivies.

Les Souris tuées étaient conservées au frigidaire. Des expériences supplémentaires seraient nécessaires pour déterminer le plus exactement possible la durée limite, entre la mort de la Souris et l'expérience, qui sépare ces deux comportements. Mais déjà nous voyons que la forte attraction qu'exercent les Souris tuées sur les Vipères est en relation avec la durée comprise entre la mort et l'expérience. D'après les expériences de BAUMANN (1929) et celles que nous avons effectuées, on peut penser que l'attraction d'une proie tuée croît après la mort pendant un certain temps jusqu'à une valeur limite (qui reste à déterminer) puis décroît régulièrement

jusqu'à disparaître. Tout ceci est peut-être en relation avec certaines modifications plus ou moins répulsives du corps de la Souris. Elles surpasseraient l'attraction provenant de la peau qui demeure attractive longtemps après la mort.

2. — TRACES DE SOURIS TUÉES PAR D'AUTRES VIPÈRES ET MORDUES OU SAISIÉS PAR LES VIPÈRES D'EXPÉRIENCE.

Les résultats sont identiques à ceux obtenus avec des proies vivantes.

3. — TRACES DE SOURIS TUÉES PAR D'AUTRES VIPÈRES, NON MORDUES OU SAISIÉS PAR LES VIPÈRES D'EXPÉRIENCE.

Proies : Souris tuées par d'autres Vipères de 1 h à 6 jours avant l'expérience.

Nombre de Vipères intactes ou aveuglées utilisées	8
Nombre d'expériences réalisées	10
Alerte ou poursuite	6
Déclenchement de recherche	10
Recherche sur la trace de la Souris :	
— totale	5 (1 m à 4 m)
— partielle	1 (0,20 m)
Pas de recherche sur la trace de la Souris	4

Ces traces, contrairement à celles de Souris vivantes, déclenchent en général la recherche de la proie. Elle n'est pas toujours aussi intensive et aussi typique qu'après morsure ou saisie, mais elle est suffisante pour que la Vipère puisse trouver et suivre la trace de la Souris. Dans ce cas, le déclenchement de recherche résulte d'une sensation chimique perçue par la Vipère et plus particulièrement d'une sensation olfactive.

La recherche sur la trace est bonne et totale lorsque la motivation des Vipères est suffisante et que la proie n'est pas trop « vieille » tuée. Elle est aussi typique qu'après morsure, même chez les Vipères aveuglées (fig. 19).

Ainsi, *sans qu'il y ait morsure ou saisie, la Vipère peut suivre la trace d'une Souris, mais il faut qu'elle soit morte*. Par conséquent, l'état de la proie joue un rôle important dans la poursuite de celle-ci, d'après sa trace, par la Vipère, sans qu'il y ait morsure ou saisie au préalable. Nous avons déjà signalé ce phénomène dans une note antérieure (NAULLEAU, 1964).

Cette différence de comportement en fonction de l'état de la proie est difficile à expliquer. BAUMANN (1929) l'interprète comme le résultat de l'apparition, après la mort, de substances chimiques haute valeur olfactive. Elles déclenchent des mouvements de recherche caractéristiques, chez la Vipère qui cherche après morsure si des traces sont faites avec la Souris morte. L'apparition de ces substances paraît être accélérée par le venin. Il se produit proba-

blement une autolyse dans la Souris immédiatement après la mort, le processus étant peut être accéléré par le venin ; mais nous restons sceptique sur cette interprétation. Nous avons voulu d'abord chercher l'origine des impressions chimiques et plus particulièrement olfactives chez la Souris et essayer éventuellement de localiser ces corps chimiques qui apparaîtraient après la mort.

Nous avons ainsi réalisé des séries d'expériences après avoir séparé la peau et le corps des Souris

C. — LOCALISATION DANS LA SOURIS DE SUBSTANCES RESPONSABLES DE LA STIMULATION CHIMIQUE

1. — PRÉSENTATION DE PEAUX DE SOURIS AUX VIPÈRES (tableaux 4, 5 et p. 438).

Les Souris sont dépouillées par une incision médio-ventrale, la peau est, soit seulement recousue, soit bourrée d'ouate et recousue.

En dehors de la motivation de la Vipère dont le rôle est fondamental dans le comportement de chasse, comme nous l'avons déjà vu à plusieurs reprises, d'autres facteurs interviennent dans le déroulement de cette deuxième phase.

Le déclenchement de recherche a presque toujours lieu. Il est constant lorsqu'il y a morsure ou saisie et que la peau n'est pas trop « vieille ». Il peut alors y avoir déclenchement de recherche sans morsures préalables, comme nous l'avons observé avec des Souris mortes. Lorsque la peau est « vieille », il n'y a pas de déclenchement de recherche sans morsure et lorsqu'il y a morsure, il n'est pas toujours constant et très typique.

En ce qui concerne la recherche sur la trace de la peau traînée sur le substratum, elle est généralement assez bonne et peut être totale lorsque la peau est « fraîche ». Ces résultats sont comparables à ceux obtenus avec les Souris normales. Lorsque la peau « vieillit », la poursuite devient de plus en plus difficile et peut même devenir impossible.

Lorsque la Vipère a certaines difficultés à suivre la trace laissée par la peau, la morsure de celle-ci favorise la poursuite (fig. 23), comme nous l'avons déjà vu à propos des Souris entières.

2. — PRÉSENTATIONS DE CORPS DE SOURIS AUX VIPÈRES (voir p. 440 et 441).

La présentation aux Vipères des Souris écorchées a été faite lors des expériences permettant de tester l'action des peaux, soit avant, soit après, ce qui permet de mieux comparer les résultats. Le déclenchement de recherche, lorsqu'il n'y a pas eu morsure au préalable peut avoir lieu mais il n'est pas toujours net.

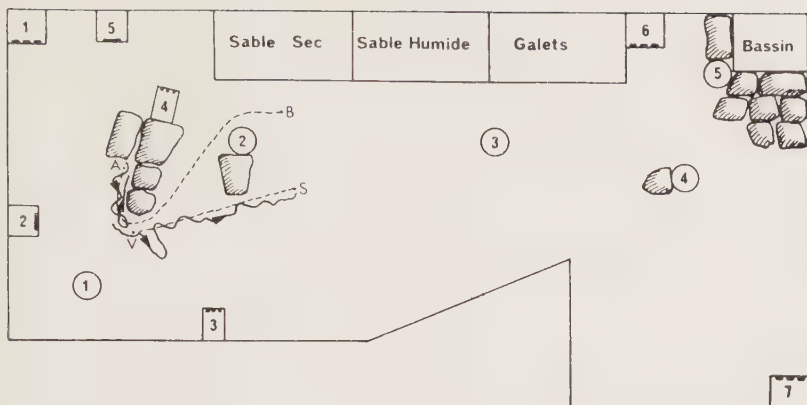


Fig. 23. — Expérience du 19 février 1963 à 15 h 15.



Trajet suivi par l'aspic (♂ 7), la flèche indique le sens du déplacement.



Trace de peau de Souris bourrée d'ouate aussitôt après la mort, le 11 janvier 1963.

— de A à B peau trainée sans être mordue;

— de V à S trace après morsure qui a eu lieu en V.

Avant morsure, la trace de la peau est suivie partiellement. Ensuite elle est bien suivie, la Vipère retrouve la peau de Souris bourrée, par sa trace.

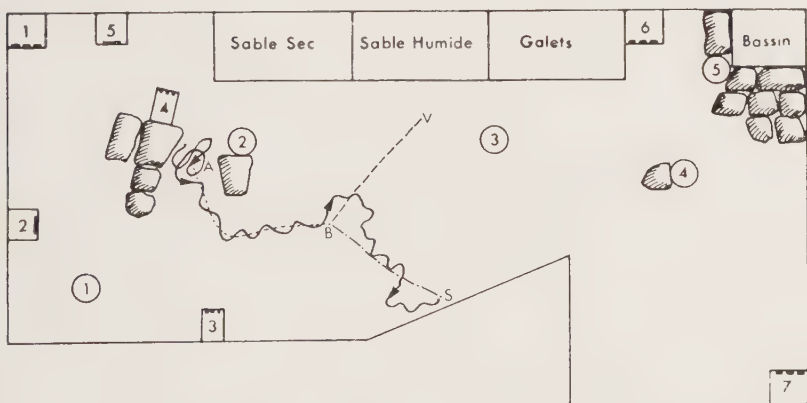


Fig. 24. — Expérience du 19 juin 1963.



Trajet suivi par l'aspic (♀ 4 a), la flèche indique le sens du déplacement.



Trace commune faite avec la peau bourrée et le corps d'une même Souris écorchée le 18 juin 1963 aussitôt après la mort (A-B).



Trace du corps de la Souris (B-V).



Trace de la peau de Souris bourrée (B-S).

La piste commune est bien suivie; lorsque la trace de la peau est retrouvée elle est suivie jusqu'à la fin. La trace du corps ne semble pas détectée.

Les Vipères suivent exceptionnellement bien, et sur toute sa longueur, la trace laissée par le corps de Souris. Dans l'unique expérience où cela est réalisé, le corps a été traîné après la peau de la même Souris. La recherche sur la trace du corps est généralement partielle, mauvaise ou impossible.

3. — COMPARAISON DES TRACES LAISSÉES PAR LE CORPS ET LA PEAU DE LA MÊME SOURIS.

Dans les expériences précédentes, nous avons remarqué que la peau était plus attractive que le corps de la même Souris. Dans cette série d'expériences, nous avons voulu mettre en compétition simultanément le corps et la peau d'une même Souris. La peau et le corps sont traînés sur une partie commune, puis séparés (fig. 24, 25 et 26).

Nombre de Vipères utilisées	2 (1 ♂ et 1 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	4
Temps séparant l'écorchage de la Souris de l'expérience	1 et 2 jours
Recherche sur la trace commune (peau + corps) :	
— totale	3
— partielle (il n'y a pas eu morsure au préalable)	1
Recherche sur la trace de la peau :	
— totale	2
— trace non trouvée	2
Recherche sur la trace du corps :	
— négative	3
— trace non trouvée	1

Remarques : Dans une expérience, le corps de la Souris a été trouvé par hasard.

La trace commune est toujours bien suivie et totalement, sauf s'il n'y a pas eu morsure au préalable ; dans ce cas, la trace peut être seulement suivie partiellement (fig. 26). Comme on le voit sur les figures 24 et 26, cette trace commune est suivie très précisément, et d'une façon étroite, comme on l'observe avec des traces de Souris.

La trace du corps n'est pas ou est très mal suivie, même lorsque la Vipère traverse cette trace ; celle-ci ne semble pas détectée ou bien elle est de peu d'intérêt. Quelquefois la Vipère arrive au corps de la Souris par hasard, et après reconnaissance le délaisse et continue sa recherche (fig. 24).

La trace de la peau, par contre, lorsque la Vipère la retrouve au cours de sa recherche, est toujours bien suivie à partir de l'endroit où elle est détectée jusqu'à la découverte de la peau. La progression sur cette trace se fait de la même manière que pour les traces de Souris.

Ces 3 séries d'expériences nous ont montré que la peau de Souris était beaucoup plus attractive que le corps et qu'elle est

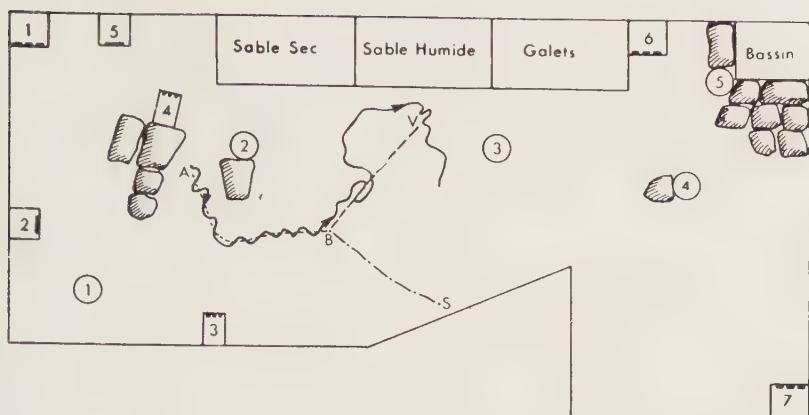


Fig. 25. — *Expérience du 19 juin 1963. Réalisée avec le ♂ 3.*

La légende est la même que celle de la figure 24.

La piste commune est bien suivie, celle du corps (recoupée), ne semble pas détectée. Le corps est retrouvé par hasard; reconnu, il est délaissé et la Vipère continue sa recherche. La trace de la peau de Souris bourrée n'a pas été retrouvée avant la fin de l'expérience.

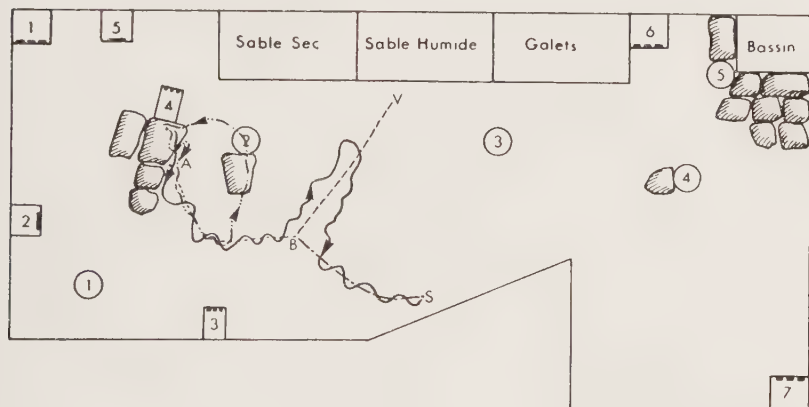


Fig. 26. — *Expérience du 21 juin 1963.*

- > Trajet suivi par l'aspic ♀ 4 a sans qu'elle est mordue au préalable, la flèche indique le sens du déplacement.
- > Trajet suivi par la même Vipère après morsure de la peau de Souris bourrée (durée: 7 mn 20 s).
- Trace commune faite avec la peau bourrée et le corps d'une même Souris écorchée le 18 juin 1963 aussitôt après la mort (A-B).
- Trace du corps de la Souris (B-V).
- Trace de la peau de Souris bourrée (B-S).

Avant morsure, la piste commune est suivie partiellement.

Après morsure elle est bien suivie. La trace du corps traversée n'est pas détectée, celle de la peau de Souris est bien suivie jusqu'à la fin, à partir de l'endroit où elle est retrouvée.

Nombre de Vipères utilisées 4 (2 ♂ et 2 ♀)

Nombre d'expériences réalisées 11

Temps mis par les Vipères pour parcourir la trace sur les différents substrats:

	1 m sable sec	1 m sable humide	1 m gros galets secs
Moyenne	38 s	43 s	35 s
Maximum	1 mn 05 s	1 mn 08 s	59 s
Minimum	20 s	20 s	19 s

Les traces sont généralement suivies d'une manière analogue chez les Vipères aveuglées et intactes (fig. 27 et 28). Les Vipères suivent généralement bien, sur toute sa longueur, la trace de la proie et découvre ainsi la Souris.

La moyenne des temps mis pour parcourir la trace sur les différents substrats nous montre que la nature du substratum et son état n'ont pas une grande importance dans la recherche sur les traces de proie. Cependant, le parcours de la trace sur sable humide est un peu plus long; ceci traduit quelques hésitations qui se produisent parfois. Quant à la petite différence qui existe entre les 2 substrats, elle viendrait uniquement de la nature de ce substrat et ne serait pas en relation directe avec la trace elle-même, mais avec la locomotion. En effet, les Vipères se déplacent plus facilement sur les gros galets que sur le sable où elles ont quelques difficultés à avancer. C'est seulement un problème d'adhérence qui handicape la Vipère. Signalons que des traces de Souris faites dans l'herbe et sur des rochers sont, également, bien suivies.

Ainsi, le substratum agirait sur la poursuite des Souris d'après leurs traces par sa nature en temps qu'agent de la locomotion, et aurait peut-être une certaine action par son état: lorsqu'il est sec la poursuite serait légèrement favorisée.

Pour déterminer l'importance des différents sens dans le déroulement de cette deuxième phase, comme nous l'avons fait pour la première phase, nous avons utilisé des Vipères privées expérimentalement de certains sens.

E. — EXPERIENCES EFFECTUEES AVEC DES VIPERES EXPERIMENTALES

1. — EXPÉRIENCES EFFECTUÉES AVEC DES VIPÈRES AVEUGLÉES.

a) *Souris vivantes.*

Proies: Souris vivantes balancées au-dessus du sol, ou déposées sur celui-ci, ou qui ont touché les Vipères. Après saisies ou morsures, les Souris encore vivantes sont traînées sur le substratum.

Nombre de Vipères utilisées	3 (2 ♂ et 1 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	7
Alerte	7
Morsures (5 expériences)	5
Saisies (2 expériences)	2
Déclenchement de recherche	7
Recherche totale sur la trace de la Souris	6 (de 0,20 m à 1 m)
Pas de recherche sur la trace de la Souris	1

Remarques: Au cours d'une expérience, avant la morsure, il y a eu 2 tentatives.

Après une morsure ou saisie, le déclenchement de recherche typique a toujours lieu. Dans tous les cas sauf un, la poursuite de la trace est bonne et totale conduisant ainsi à la découverte de la proie. Dans le cas où la poursuite n'a pas lieu, la recherche n'est pas très intensive et la Vipère s'immobilise très vite. La motivation de la faim est insuffisante.

b) *Souris tuées et leurs traces.*

Proies : Souris tuées par les Vipères d'expérience ou par d'autres : non mordues par les Vipères d'expérience.

Nombre de Vipères utilisées	4 (♂)
Nombre d'expériences réalisées	9
Déclenchement de recherche	9
Recherche sur la trace de Souris (sur sol et différents substrats) :	
— totale	4 (de 3,80 m à 5,50 m)
— partielle	4 (de 0,10 m à 2 m)
Pas de recherche sur la trace de la Souris	1

Remarque: Dans une expérience, le déclenchement de recherche a été faible.

Le déclenchement de recherche a lieu dans tous les cas. Il est provoqué par la saisie ou morsure préalable, ou simplement par l'« odeur » de la proie morte, comme nous l'avons vu pour les Vipères normales. Suivant la motivation, la trace est suivie différemment: dans 1 cas sur 9 la trace n'est pas suivie. Dans les autres cas, elle est partielle (4/9) ou totale (4/9). Elle peut alors s'effectuer sur une grande distance.

Lorsque les Vipères sont aveuglées, la recherche sur les traces de la proie (morte ou vivante) est tout à fait analogue à celle que nous avons observée chez les Vipères normales (comparer fig. 27 et 28).

Cependant, elle est souvent un peu plus longue chez les Vipères aveuglées. En effet, les Vipères normales après déclenchement de recherche, cherchent la trace de la proie dans la direction prise par cette dernière. Il s'agit là d'une impression optique. Elle est par conséquent supprimée chez les Vipères aveuglées. Par suite, la recherche de la trace de la proie n'est pas orientée à l'origine, ce qui explique la durée un peu plus grande de cette recherche.

Par ailleurs, nous avons signalé (NAULLEAU, 1964), chez les Vipères normales la difficulté qu'elles ont à retrouver la bonne piste lorsque les traces laissées par les Souris s'entrecroisent. Le Serpent ne retrouve sa proie qu'après de nombreux essais et erreurs. La Vipère ne semble pas pouvoir discerner le sens de la piste odorante laissée par la Souris. Dans la plupart des cas, lorsque

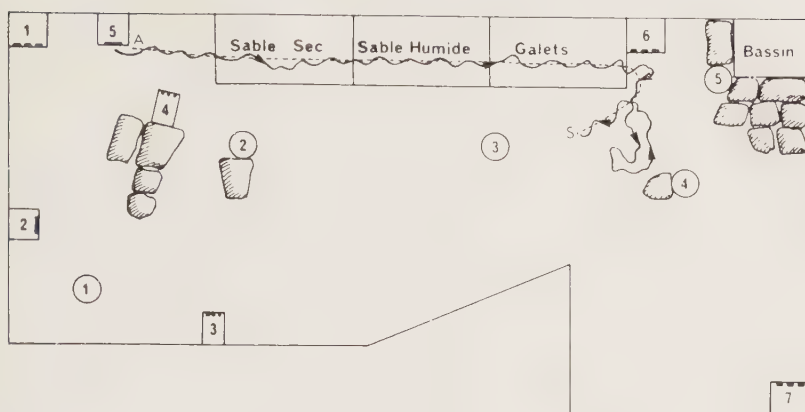


Fig. 28



Trajet suivi par l'aspik ♂1 aveuglé après morsure d'une Souris tuée, la flèche indique le sens du déplacement.



Trace de la Souris tuée mordue (A-S).

La piste est bien suivie sur les différents substrats et conduit à la découverte de la Souris.

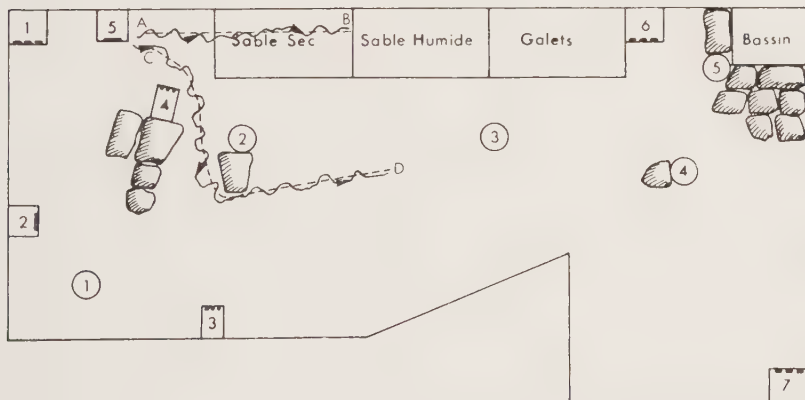


Fig. 29



Trajet suivi par l'aspik ♂6 aux narines bouchées, la flèche indique le sens du déplacement.



Trace de la Souris tuée (A-B et C-D).

— A-B: trace faite par la Souris avant d'être tuée par morsure par la Vipère;

— C-D: même Souris saisie par la Vipère et trainée sur le substratum.

Les deux traces sont bien suivies et conduisent à la découverte de la Souris.

les traces ne se recoupent pas, la Vipère suit la trace dans le bon sens, surtout si elle est détectée à son début. Mais si elle retrouve la trace en d'autres points, elle peut suivre la trace dans le mauvais sens.

Ces expériences nous montrent que la vue, n'est pas indispensable dans le déroulement de cette deuxième phase, comme l'avait déjà montré d'une manière différente BAUMANN (1929). Il accordait alors la plus grande importance aux sens chimiques et plus particulièrement à l'olfaction. Dans les séries d'expériences suivantes nous avons voulu mettre en évidence l'importance de ces sens chimiques dans le déroulement de la deuxième phase et essayer de les dissocier pour voir lequel est prépondérant et comment la Vipère l'utilise.

2. — EXPÉRIENCES EFFECTUÉES AVEC DES VIPÈRES AUX NARINES OBSTRUÉES.

Proies : Souris vivantes mordues ou tuées par les Vipères d'expérience.

Nombre de Vipères utilisées	2 (1 ♂ et 1 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	7
Morsures des Souris vivantes (2 expériences)	4
Déclenchement de recherche (1 temps noté : 1 mn 42 s après morsure)	7
Recherche sur la trace de Souris :	
— totale	6 (1 m à 3 m)
— presque totale	1 (2 m)

Remarques : Au cours d'une expérience la Vipère a retrouvé la trace de la Souris mordue vivante vers la fin, et l'a suivie à l'envers sur 1,50 m jusqu'à l'origine.

Le déclenchement de recherche a toujours lieu, que la proie mordue par la Vipère soit vivante ou tuée. Comme chez les Vipères normales, les Vipères aux narines obstruées suivent bien la trace et presque toujours sur toute sa longueur (fig. 29, 30 et 31). Il faut signaler un comportement curieux que nous avons remarqué seulement chez les Vipères aux narines bouchées. Pendant la recherche, et par intermittence, les baillements sont fréquents, accompagnés d'un vif soubresaut et parfois d'un sifflement. Par moment, la Vipère secoue la tête violemment en soufflant comme pour rejeter quelque chose de sa gueule. Il y a peut-être une relation entre ceci et le fait que la respiration ne peut plus se faire par les narines. Elle se fait alors par ouverture de la gueule. On observe rarement ce comportement au repos ; la langue étant repliée dans sa gaine, la respiration peut s'effectuer par l'échancrure de la mâchoire inférieure. Au cours de la recherche de la proie, par contre, les sorties de langue sont importantes, aussi la respiration ne peut s'effectuer que difficilement par cette échancrure, et le comportement dont nous venons de parler permettrait ainsi à la Vipère de respirer.

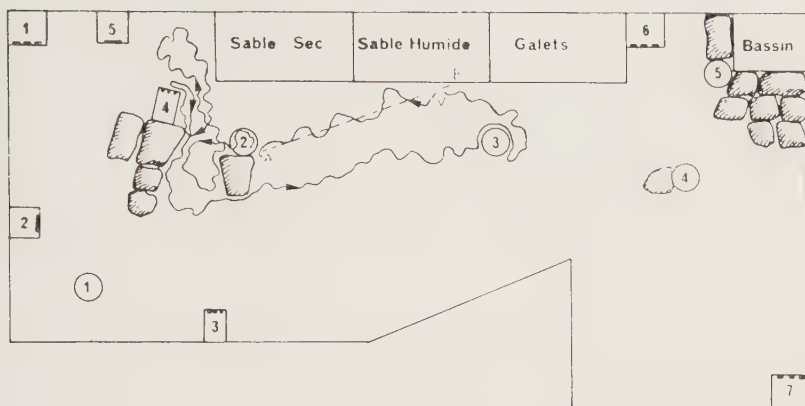


Fig. 30

→ Trajet suivi par l'aspic ♀ aux narines bouchées, la flèche indique le sens du déplacement.

--- Trace de la Souris agonisante (A-B) qui a été mordue par la Vipère.

La Vipère cherche la trace de la Souris, elle la retrouve près de la Souris (B) et la suit bien à l'envers jusqu'à son origine (A); durée totale du parcours de la Vipère: 12 mn 46 s (2-V: 10' et V-A: 2 mn 46 s).

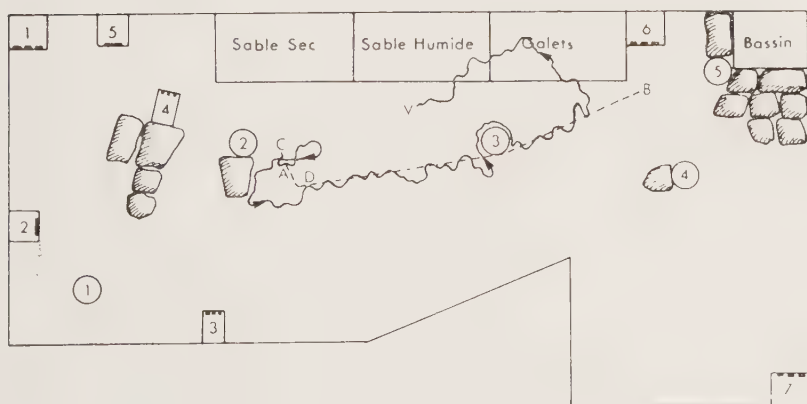


Fig. 31

Même légende que la figure 30 mais la trace est faite avec la même Souris morte après une saisie de la Vipère.

La trace est retrouvée et bien suivie presque totalement, mais elle est perdue avant d'arriver à la Souris.

Durée totale du parcours de la Vipère (C-V): 7 mn 31 s; (C-D): 2 mn 18 s et (D-V): 5 mn 13 s.

L'obturation des narines, qui perturbe les phénomènes respiratoires, n'a aucune action sur la poursuite des proies d'après leur trace. Par conséquent, les sensations olfactives ne seraient pas reçues uniquement par les narines de la Vipère, et d'autres organes les suppléeraient lorsqu'elles sont bouchées. On peut penser que les organes de Jacobson interviendraient par l'intermédiaire des mouvements de langue.

3. — EXPÉRIENCES EFFECTUÉES AVEC DES VIPÈRES DONT A COUPÉ LES POINTE^S DE LA LANGUE.

Proies : Souris vivantes mordues ou tuées par les Vipères d'expérience ou tuées par d'autres Vipères mordues par les Vipères d'expérience.

Nombre de Vipères utilisées	5 (2 ♀ et 3 ♂)
Nombre d'expériences réalisées	20
Alerte ou poursuite des Souris	6
Morsures des Souris vivantes (5 expériences sur 6)	6
Saisies des Souris vivantes (1 expérience sur 6)	1 (durée 4 s)
Morsures des Souris tuées par d'autres Vipères (2 expériences sur 2)	2
Déclenchement de recherche	20 (de 1 mn 2 s à 3 mn 4 s après morsure)
Pas de recherche sur la trace de la Souris	18
Recherche, sur la trace de Souris, très mauvaise	2

Le déclenchement de recherche typique débute généralement environ 1 mn après la morsure ou la saisie comme chez les Vipères normales. Cependant dans un cas le déclenchement de recherche a été beaucoup plus long (3 mn 4 s). Dans 2 expériences sur 20 nous avons observé un comportement de recherche inhabituel. En effet, la recherche de la trace de la proie peut se diviser en deux parties. Tout d'abord une recherche limitée dans laquelle la partie postérieure du corps de la Vipère ne bouge pas, seul l'avant se déplace un peu autour de l'endroit où a lieu la morsure. Les arrêts peuvent être fréquents et assez longs. A cette période, dont la durée varie entre 3 et 5 minutes, fait suite l'ample recherche typique dans laquelle la Vipère se déplace et cherche activement la trace de la proie.

Signalons ici un comportement particulier qui semble lié au fait que les pointes de la langue des Vipères ont été coupées. Après un certain temps de recherche, par moment la Vipère rétracte sa tête et sort sa langue au maximum d'une façon très caractéristique et inhabituelle. Quelquefois, en plus de ce comportement, avant la rétraction de la tête, la Vipère frotte son menton sur le sol. Cette rétraction permet une sortie maximum de la langue. De temps en temps aussi ce comportement s'accompagne d'un début d'ouverture de la gueule. De plus, durant la recherche, on remarque des ouvertures assez fréquentes de la gueule ; celles-ci n'existent qu'après morsure chez les Vipères normales. Si ce comportement n'est pas constant, il est cependant très fréquent.

La recherche sur la trace de la Souris (vivante mordue ou morte) est impossible (fig. 32 et 33).

Remarques: Dans une expérience (sur 20) effectuée avec une Souris agonisante et la même Souris morte, il semble que la Vipère ait suivi vaguement la trace ; mais la poursuite est si mauvaise qu'il est possible que le trajet emprunté par la Vipère soit un pur fait du hasard ou qu'elle soit guidée par la direction prise par la Souris. La trace recoupée à plusieurs reprises ne semble pas détectée (fig. 34).

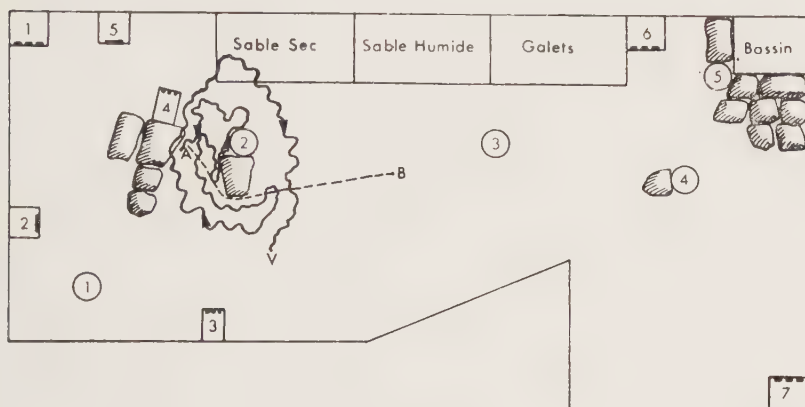


Fig. 32

- Trajet suivi par l'aspic ♂ 10 aux pointes de la langue coupée, la flèche indique le sens du déplacement.
- Trace d'une Souris tuée 24 h auparavant, mordue par la Vipère d'expérience.

La piste de Souris n'est ni trouvée, ni suivie malgré plusieurs recoupements. Durée du parcours de la Vipère: 7 mn 30 s.

4. — EXPÉRIENCES EFFECTUÉES AVEC DES VIPÈRES AVEUGLÉES AUXQUELLES ON A COUPÉ LES POINTES DE LA LANGUE.

Proies : Traces de Souris tuées par les Vipères d'expérience.

Nombre de Vipères utilisées	2 (♂)
Nombre d'expériences réalisées	4
Déclenchement de recherche	4
Pas de recherche sur la trace de la Souris	4

Les quelques expériences effectuées avec ces Vipères nous donnent les mêmes résultats que dans la série précédente.

Ces expériences mettent en valeur l'importance de la langue dans la poursuite des proies d'après leurs traces. Il faut ainsi écarter

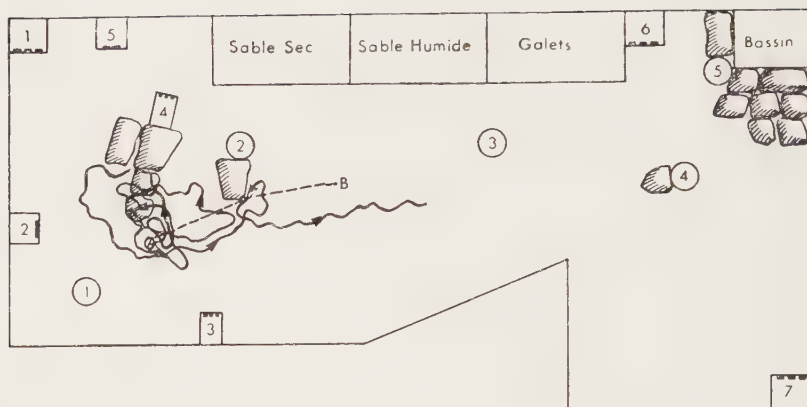


Fig. 33

- Trajet suivi par l'aspic ♀ 4 b aux pointes de la langue coupée, la flèche indique le sens du déplacement.
- Trace d'une Souris vivante saisie par la Vipère d'expérience.

La piste de Souris n'est ni trouvée, ni suivie malgré plusieurs recoupements. Durée du parcours de la Vipère: 5 mn 51 s.

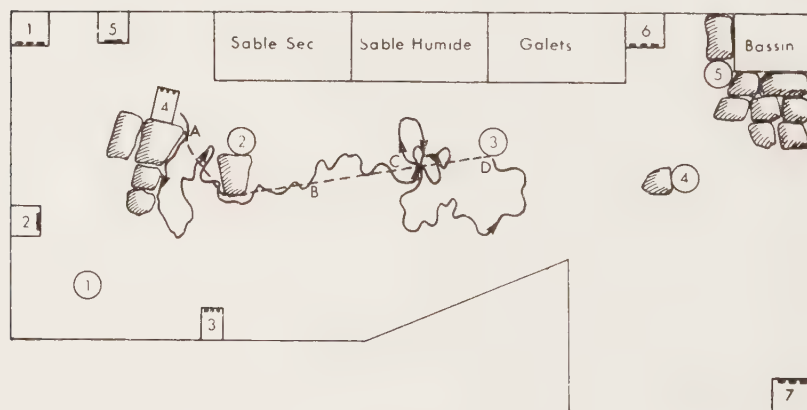


Fig. 34

- Trajet suivi par l'aspic ♂ 7 aux pointes de la langue coupées, la flèche indique le sens du déplacement.
- Trace d'une Souris vivante mordue par la Vipère (A-B), trace de cette même Souris morte (B-C et C-D).

La piste de la Souris est mal suivie. La trace recoupée à plusieurs reprises ne semble pas détectée, la Souris est trouvée par hasard.

l'hypothèse qui pouvait être envisagée à la suite des expériences faites après obturation des narines des Vipères. Nous pensions que les organes de Jacobson par l'intermédiaire de la langue pouvaient peut-être suppléer et compenser l'action des narines neutralisées dans la réception des impressions olfactives. Maintenant, nous pouvons dire que les narines ne perçoivent pas les particules odorantes, mais que cette perception s'effectue par l'intermédiaire de la langue et plus spécialement de ses pointes.

Par contre, la langue ne joue aucun rôle dans le déclenchement de recherche après morsure ou saisie. Pendant cette phase, elle est repliée dans sa gaine. Mais les pointes de la langue, après morsure, pourraient transmettre les impressions olfactives recueillies aux organes de Jacobson, puisque ces pointes viennent au contact avec eux lorsque la Vipère referme sa gueule. Il n'en est rien, car le déclenchement de recherche a bien lieu chez des Vipères aux pointes de langue coupée. Comme nous l'avons envisagé au cours de la première phase, on peut écarter le rôle d'impressions tactiles, reçues par la Vipère à la morsure ou à la saisie de sa proie, dans le déclenchement de recherche. Il faut plutôt penser que la Vipère perçoit des stimuli chimiques à la morsure. Des substances chimiques imprègnent à ce moment précis la gueule de la Vipère et y demeurent plus ou moins longtemps.

D'après la théorie de BROMAN (1918), on pourrait penser à un rôle olfactif s'effectuant directement par l'intermédiaire des organes de Jacobson. Mais lors des quelques expériences réalisées avec des Vipères aux organes de Jacobson cautérisés, après morsure d'une Souris, nous avons obtenu un comportement de recherche. Il faudrait faire les mêmes expériences en plus grand nombre pour être bien fixé ; mais dès maintenant on peut penser que la sensation enregistrée par la Vipère au moment de la morsure est plutôt d'ordre gustatif qu'olfactif. Ainsi, à la morsure ou à la saisie, la Vipère recueillerait un message gustatif émanant de la proie. Si le message est « positif » (cas des Souris), il y a déclenchement de toute la deuxième phase du comportement de chasse ; lorsqu'il est négatif (cas des leurres), la deuxième phase n'a pas lieu.

D'après BAUMANN (1929), on ne connaît rien ou peu de chose sur l'anatomie et la structure des organes du goût, chez les Serpents et spécialement chez les Vipères.

DURIGEN (1897) signale qu'on n'a pas découvert de terminaisons gustatives dans la langue des Serpents. Selon WERNER (1902), le siège des impressions gustatives serait situé à la base de la langue ou sur le palais. DIXON (1902) pense qu'il est probable que le goût soit présent largement dans la membrane muqueuse de la bouche. Mais comme le dit BAUMANN (1929), des recherches histologiques de l'ensemble de la bouche des Serpents et spécialement des Vipères, et surtout des parties épithéliales de la région des crochets venimeux, doivent être faites avant d'émettre un jugement définitif.

Le goût intervenant probablement lors de la morsure pour le déroulement de la deuxième phase du comportement de chasse, on peut penser que les organes gustatifs se trouvent dans la partie antérieure de la cavité buccale des Vipères, plus précisément dans les épithéliums et peut-être même dans la région des crochets à venin.

Les observations de BAUMANN (1929) semblent parler en faveur du fait que la langue est au service de la sensation olfactive par le transport des substances odorantes sur les organes de Jacobson, mais selon cet auteur, ses expériences ne disent rien cependant sur la portée de cette fonction... D'après WIEDEMANN (1931), la signification et la fonction de la langue ne sont pas encore éclaircies définitivement.

BROMAN (1918) dans sa théorie, et KAHMANN (1932) à la suite de ces expériences se rapportant à cette théorie, pensent que les particules odorantes sont transportées par la langue, et plus précisément par ses pointes, aux orifices des organes de Jacobson. Pour essayer d'élucider le rôle de la langue et sa fonction, nous avons fait une autre série d'expériences.

5. — VIPÈRES DONT ON A CAUTÉRISÉ LES ORGANES DE JACOBSON.

Nous avons rencontré ici de très grosses difficultés techniques. Elles ne nous ont pas permis de faire le nombre d'expériences que nous aurions souhaité.

La cautérisation des organes de Jacobson, en effet, perturbe gravement les Vipères. Celles qui survivent à cette opération refusent généralement de se nourrir, bien qu'elles restent au début très actives. La mort est provoquée le plus souvent par l'infection qui ne tarde pas à envahir les organes de Jacobson cautérisés, malgré des désinfections fréquentes.

Nous avons réussi à effectuer seulement deux expériences avec une seule de ces Vipères. Bien que ce nombre soit insuffisant pour pouvoir tirer des conclusions définitives, il est intéressant de signaler que les résultats obtenus dans ces conditions sont tout à fait analogues à ceux obtenus avec les Vipères aux extrémités de langue coupées.

Proies : Expériences réalisées avec des Souris vivantes mordues ou tuées par la Vipère d'expérience.

1 Vipère ♂ a été utilisée.

Nombre d'expériences réalisées 2

Déclenchement de recherche 2

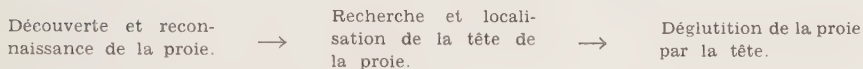
Pas de recherche sur la trace de la Souris 2

Le rôle de la langue dans l'olfaction se manifesterait donc par la collecte des substances odorantes et leur transport sur les organes de Jacobson d'où part la stimulation olfactive. Nos résultats sont à ce sujet en accord avec ceux de BROMAN (1918) et ceux de KAHMANN (1932).

Quant au rôle tactile qu'attribuent certains auteurs à la langue, il ne peut se manifester que lorsqu'elle vient au contact de la proie, c'est-à-dire à la reconnaissance ; nous étudierons ce problème plus loin.

Après avoir envisagé la partie « a » de la 2^e phase du comportement de chasse de la Vipère, nous allons maintenant étudier la fin de cette deuxième phase.

* ETUDE DE LA PARTIE « b » DE LA DEUXIEME PHASE DU COMPORTEMENT DE CHASSE



Ici encore, nous nous sommes efforcés de dégager le mode d'action et le rôle des différents sens dans ce comportement. Nous avons déjà signalé (NAULLEAU, 1964) combien sont importantes la reconnaissance de la proie et la recherche de sa tête pour la déglutition.

Des auteurs ont signalé que chez certains Serpents la déglutition de la proie commençait généralement par la tête et exceptionnellement par la partie postérieure: DUMERIL et BIBRON (1854) chez les Vipères ; GRASSET (1946) a publié à ce sujet des photos de *Bitis gabonica* ; PHISALIX (1949) signale ce phénomène chez l'Aspic ; KLAUBER (1956) chez les Crotales ; MERTENS (1959) chez les Serpents venimeux. D'autres auteurs par contre, signalent que la déglutition de la proie s'effectue aussi bien par la partie antérieure de la proie que postérieure: MITCHELL et POCKOCK chez les Vipéridés, BALOZET (1957) chez la Vipère lébétine.

NOBLE (1937) mentionne que les réflexes de déglutition ont lieu si l'objet a certaines qualités gustatives.

A. — COMPORTEMENT CHEZ LES VIPERES NORMALES

Nous avons réalisé 25 expériences avec 10 Vipères (6 ♂ et 4 ♀).

Lorsque la Vipère est arrivée au contact de la Souris, elle l'identifie tout en recherchant la tête. Les sorties de langue sont abondantes, les pointes de l'organe touchant fréquemment la proie.

Le Serpent en fait ainsi une ou plusieurs fois le tour. Le museau reste toujours très près de la Souris, parfois même il entre en contact avec celle-ci, la Vipère poussant la proie de son museau. Le temps de reconnaissance est variable avec les individus et les expériences, généralement inférieur à 1 mn. *La déglutition commence presque toujours par la tête*. On peut rencontrer des tentatives de déglutition par d'autres parties du corps, mais elles sont généralement de courte durée. La Vipère ne montre pas beaucoup d'insistance au cours de ces essais de déglutition, la gueule n'étant pas toujours ouverte au maximum. La durée de la déglutition varie en fonction des tailles respectives de la Vipère et de la Souris. Ainsi, en moyenne, une Vipère de 72,3 g met 17 mn 45 s pour déglutir une Souris de 22,8 g. La durée de déglutition d'une Souris de même poids peut aussi varier chez une même Vipère tel ce ♂ de 76,5 g qui pour déglutir 2 Souris de 26 g met 14 mn 25 s et 17 mn 42 s.

ROLE DE LA TÊTE DANS LA DEGLUTITION

Ces expériences ont été effectuées avec des Souris expérimentales, c'est-à-dire des Souris dont l'aspect naturel a été plus ou moins modifié.

1. — SOURIS DONT LA QUEUE A ÉTÉ COUPÉE A LA BASE.

Nombre de Vipères utilisées	6 (3 ♂ et 3 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	7
Nombre d'essais de déglutition par la tête (7 expériences)	7
Début de déglutition par la tête (7 expériences)	7
Durée moyenne de déglutition	14 mn 50 s

Les Souris ainsi préparées ont les deux extrémités moins dissemblables. On n'observe aucune perturbation dans la recherche de la tête, le comportement est identique à celui qui se manifeste avec des Souris normales. La déglutition s'effectue par la tête, en général après un seul essai (fig. 35).

2. — SOURIS AVEC LA QUEUE COUPÉE A LA BASE ET FIXÉE DANS LA BOUCHE (tableau 9).

La queue coupée est placée dans la bouche de la Souris ; l'aspect général de la Souris est donc inversé. La recherche de la tête s'effectue normalement. La majorité des essais de déglutition s'effectue par la tête (fig. 36), bien que la présence de la queue à cet endroit soit une gêne certaine pour la déglutition. Il en résulte un nombre plus grand de tentatives de déglutition. Les premiers essais s'effectuent toujours par la tête. Après chacun de ces essais, la Vipère cherche de nouveau cette tête ; rencontrant des difficultés pour déglutir la Souris, elle effectue des tentatives ailleurs et, une

ASPICS	MARQUE	POIDS EN g DES VIPÈRES	POIDS EN g S. NORMALE ET MODIFIÉE	ESSAI DE DEGLUTITION			DEGLUTITION	
				TÊTE	PARTIE POST.	DURÉE	DÉBUT	DURÉE
♀	5	64	23,5	18		18 mn 32 s	tête	12 mn 30 s
♀	4 a	66	26	2		env. 4 mn 10 s env. 20 mn (tenace)	tête	15 mn env.
♀	5	60,5	25	6				
♂	1		27	2		1 mn 42 s	tête	17 mn
♀	11		20	27	patte 1	12 mn		
♂	1		24	2				
♂	3		26	16		18 mn 45 s	tête	13 mn
♀	5			6	basse queue 2	4 mn 45 s	emplacement de la queue	21 mn 12 s
♀	4 b			3			tête	12 mn 40 s
♀	4 a			1			tête	20 mn
♀	RC	131,5		3			Souris non laissée à déglutir	

Souris dont la queue coupée est fixée dans sa gucule par sa base

TABLEAU 9. — Déglutition de Souris modifiées expérimentalement par des Vipères normales



Fig. 35. — Début de déglutition par la tête, d'une Souris dont on a coupé la queue

fois, la déglutition a commencé par l'emplacement de la queue. Mais il faut noter que dans tous les cas y compris ce dernier, l'attraction de la tête est très grande, témoin le nombre considérable d'essais qui s'effectuent par elle. D'ailleurs la Vipère effectue généralement les essais de déglutition par d'autres parties du corps avec peu d'insistance. La durée totale des essais est souvent considérable. Elle peut même dépasser la durée de déglutition qui dans ce cas est à peu près normale.

Bien que la déglutition soit possible, il faut que la Vipère replie la queue de la Souris le long du corps ; il faut de plus que la queue de la proie ne se mette pas en travers de la gueule du Serpent.

3. — SOURIS DÉCAPITÉE AU NIVEAU DU COU (LA TÊTE EST ÉLIMINÉE DE L'EXPÉRIENCE).

Après avoir décapité la Souris, on recoud la peau sur la troncature pour la recouvrir.

Nombre de Vipères utilisées	5 (3 ♂ et 2 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	6
Nombre d'essais de déglutition :	
— par la troncature (6 expériences)	28
— par les pattes antérieures (3 expériences)	8

— par le milieu du corps (1 expérience)	3
— par la partie postérieure (2 expériences)	2
Début de déglutition par la troncature	4
Début de déglutition par une patte antérieure	2
Durée des essais de déglutition notée dans 4 expériences:	
16 mn 52 s - 8 mn - 3 mn 45 s - 3 mn 25 s	
Durée de déglutition notée dans 5 expériences:	
11 mn 40 s - 19 mn 30 s - 19 mn 05 s - 13 mn 45 s - 18 mn 12 s	

Les premiers essais de déglutition et la majorité de ceux-ci s'effectuent par la troncature, quelques-uns par les membres antérieurs qui sont assez près de cette troncature ; très peu se font par la partie postérieure. Après chaque essai, la Vipère cherche de nouveau la tête, mais cette recherche se modifie. Les premières fois elle est normale, c'est-à-dire que la tête de la Vipère reste très près de la Souris, le museau pouvant par moment venir en contact avec cette dernière. Puis, à mesure que le nombre d'essais augmente, la Vipère s'éloigne de plus en plus, entre chacun d'eux, pour chercher la tête, mais ne la trouvant pas elle revient au contact de la Souris. Nous étudierons ce phénomène dans la prochaine série d'expériences. La déglutition qui s'effectue par la partie antérieure du corps est difficile au début ; elle est beaucoup moins rapide que pour des Souris normales, du fait même de l'existence de cette troncature. Cette difficulté s'accroît avec la taille de la proie et se marque parfois par un grand nombre d'essais de déglutition qui peuvent durer plus de 15 minutes. En supprimant la tête, la Vipère est notablement perturbée dans la recherche de celle-ci, mais on remarque que l'attraction à la partie antérieure du corps reste très grande. Il semble exister un gradient d'attraction décroissant de la partie antérieure à la partie postérieure du corps.

4. — SOURIS DÉCAPITÉES AU NIVEAU DU COU, LA TÊTE ISOLÉE EST FIXÉE A L'EXTRÉMITÉ DE LA QUEUE.

Les Souris sont préparées comme dans la série précédente. La peau de la tête isolée est recousue sur la coupure pour la cacher. La tête, ainsi préparée, est fixée à l'extrémité de la queue de la Souris décapitée.

Nombre de Vipères utilisées	6 (2 ♂ et 4 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	8
Nombre d'essais de déglutition :	
— par la tête (7 expériences)	7
— par la troncature (4 expériences)	18
— par la partie antérieure, pattes ou épaules, (2 expériences)	4
— par le milieu du corps (1 expérience)	1
— par la partie postérieure (1 expérience)	2 (base de la queue au 1/3 antérieur)
Début de la déglutition par la tête	7
Début de la déglutition par la troncature	1
Durée de reconnaissance de la proie et localisation de sa tête notée dans 4 expériences	45 s - 15 s 15 s - 10 s

Généralement, les premiers essais de déglutition se font par la troncature ; si la Souris est petite, ils peuvent conduire à la déglutition, mais si elle est de bonne taille, ces essais sont infructueux et, entre chaque essai, la Vipère cherche de nouveau la tête de la proie comme nous l'avons vu dans la série précédente. Dans la plupart des cas, la tête est trouvée et déglutie en premier (fig. 36). Notons que la déglutition peut se faire du premier coup par la tête, si la Vipère arrive de son côté lorsqu'elle découvre sa proie. Dans ce cas, la déglutition est facile jusqu'à la base de la queue, mais ensuite elle est très difficile, la Vipère réussissant mal à déglutir la partie postérieure. La queue avalée constitue aussi une gêne. Il arrive que la déglutition ne puisse pas se faire complètement ; elle s'arrête à la partie postérieure du corps, après quoi la Vipère régurgite ce qu'elle a avalé et souvent abandonne sa proie définitivement. Signalons à cette occasion un fait assez constant : si les Vipères, en cours de déglutition et pour une cause quelconque (proie trop volumineuse, souris modifiées expérimentalement, etc.), rejettent leurs proies, celles-ci sont abandonnées définitivement. Il ne semble pas y avoir d'attraction et il n'y a jamais de nouvelle tentative de déglutition. Ceci est aussi valable pour les proies avalées puis régurgitées pour des causes diverses, même lorsque la digestion n'est pas commencée.



Fig. 36. — Début de déglutition par la tête, d'une Souris décapitée dont la tête est fixée à l'extrémité de la queue.

Cette série d'expériences renforce l'idée de l'existence d'un gradient d'attraction sur le corps de la Souris, l'attraction maximale ayant son siège dans la tête.

5. — SOURIS DONT LA QUEUE COUPÉE EST ENLEVÉE, LA TÊTE COUPÉE ÉTANT FIXÉE À LA PLACE DE LA QUEUE.

Les Souris subissent la même préparation que dans les expériences précédentes. La queue est coupée et la tête est fixée à sa place de telle manière que le museau soit à l'extérieur. Les expériences ont été réalisées avec des Vipères intactes et des Vipères aux pointes de langue coupées.

Nombre de Vipères utilisées	6 (4 ♀ et 2 ♂)
Nombre d'expériences réalisées	8
Nombre d'essais de déglutition par la troncature (2 expériences) ..	4
Nombre d'essais de déglutition par la tête (6 expériences)	8
Début de la déglutition par la troncature	2
Début de la déglutition par la tête	6
Durée de la reconnaissance de la proie et de la localisation de sa tête notée dans 3 expériences	10 s - 45 s - 30 s

Remarque: Pour une expérience nous avons noté la durée de déglutition de la Souris (27 g): 1 h 06.



Fig. 37. — Début de déglutition par la tête, d'une Souris décapitée dont la tête est fixée à la partie postérieure du corps, à la place de la queue qui a été enlevée.

de cette gaze ; elle s'effectue normalement et l'on retrouve la gaze intacte dans les excréments des Vipères avec, à l'intérieur, des déchets de la digestion et en particulier les poils de Souris. D'après cette série d'expériences, il est difficile de penser que l'identification de la tête des Souris et son attraction soient d'ordre visuel ou tactile ; elle est plus vraisemblablement d'ordre chimique.



Fig. 38. — Début de déglutition par la tête, d'une Souris enveloppée dans un sachet de gaze. On entrevoit sur la photo, l'œil de la Souris au travers de la gaze, devant le museau de la Vipère.

7. — EXPÉRIENCES EFFECTUÉES AVEC LA PEAU ET LE CORPS D'UNE MÊME SOURIS (tableau 10).

Les peaux de Souris sont soit bourrées d'ouate, figurant ainsi une Souris, soit laissées vides. Dans le dernier cas, la forme Souris a disparu. Dans tous les cas, que la peau de Souris soit bourrée ou non, les essais de déglutition s'effectuent par la tête (fig. 39).

Comparons maintenant l'attraction des peaux et corps des mêmes Souris. Nous remarquons que le corps est très faiblement attractif lorsqu'il est dépouillé depuis peu de temps. Ensuite, il perd très vite son pouvoir attractif : généralement dans les heures qui suivent. Le peu d'essais de déglutition du corps s'effectuent aussitôt après l'écorchage et généralement par la tête (fig. 40). Ces expériences renforcent l'idée que l'attraction des Souris et la localisation précise de la tête sont d'ordre chimique. D'autre part, les substances

ASPICS	TEMPS SÉPARANT L'ÉCORCHAGE DE L'EXPÉRIENCE	ESSAIS DE DÉGLUTITION DES PEAUX DE SOURIS BOURRÉES (B.) OU NON (I.)	ESSAIS DE DÉGLUTITION DES CORPS DE SOURIS
♂ 1	env. 5 mn	B. par la tête	O
♂ 3	env. 10 mn	B. par la tête	par la tête
♂ 6	env. 15 mn	» »	O
♂ 3	24 h	B. par la tête	» »
♂ 6	24 h	B. par la tête	» »
♂ 1	24 h	» »	» »
♀ 4 a	3 jours	» »	» »
♂ 1	7 jours	» »	» »
♀ 4 a	0	I. seule I. 1 essai par la tête	» »
»	env. 3 mn	I. 1 essai par la tête	1 essai par le milieu du corps 1 essai par la tête
»	1 h 10	I. 1 essai par la tête	O
»	50 mn	I. par la tête	» »
»	55 mn	I. 1 essai par la partie postérieure 1 essai par la tête (tenace)	» »
♀ 5	1 h 20	I. par la tête	» »

TABLEAU 10. — Comparaisons d'essais de déglutition
de la peau et du corps d'une même Souris

« chimiques » se trouvent principalement dans la peau des Souris, ce qui confirme les résultats déjà obtenus dans les poursuites de peau et corps de Souris d'après leur trace.

8. — EXPÉRIENCES EFFECTUÉES AVEC DES POILS DE SOURIS, ENVELOPPÉS
DANS DE LA GAZE.

Les Souris tuées par les Vipères ont été épilées partiellement et le poil recueilli enveloppé dans un petit sac de gaze qui a été donné à déglutir à des Vipères normales et des Vipères aux pointes de langue coupées.



Fig. 39. — Déglutition d'une peau de Souris qui a commencée par la tête. On voit encore une patte postérieure et la queue. On remarque un crochet de la Vipère.



Fig. 40. — La peau et le corps d'une même Souris écorchée aussitôt après la mort, sont présentés à la Vipère immédiatement après l'écorchage. Le Serpent commence la déglutition du corps de la Souris par la tête.

Nombre de Vipères utilisées	4 (3 ♀ et 1 ♂)
Nombre d'expériences réalisées	6
Reconnaissance du leurre	6
Essais de déglutition (3 expériences)	6
Déglutition	3
La Vipère pousse le leurre du museau et même de la gueule entrouverte, mais pas d'essais de déglutition	3

Dans tous les cas, le leurre est attractif pour les Vipères qui le reconnaissent comme une proie normale. Toutefois, elles sont notablement perturbées par l'absence de la tête ou de gradient d'attraction, car le poil le plus long recueilli sur le corps de la Souris a été mélangé. Pour vérifier que l'attraction du leurre était bien due à la présence du poil, nous avons confectionné un leurre identique, mais garni de coton. Dans ce cas l'attraction est nulle. La présence du poil est donc bien responsable du comportement que nous avons obtenu. Lorsque la motivation est assez forte pour que la perturbation créée par l'absence de tête ne soit pas dominante, la déglutition de ces leurres a lieu, mais elle se fait au hasard. Le leurre étant petit, la déglutition est rapide. Ainsi, l'attraction du poil de Souris est suffisante pour provoquer la déglutition. Les substances responsables présentes dans la peau ou secrétées par elle peuvent enduire les poils ou être entraînés avec eux lors de l'épilation.

B. — *DEGLUTITION DE SOURIS NORMALES* *PAR DES VIPERES EXPERIMENTALES*

Ces séries d'expériences vont nous permettre de continuer l'étude de l'attraction de la proie et du problème de la localisation de la tête, de préciser l'intervention des sens dans ce comportement.

1. — *EXPÉRIENCES EFFECTUÉES AVEC DES VIPÈRES AVEUGLÉES.*

Nombre de Vipères utilisées	6 (5 ♂ et 1 ♀)
Nombre d'expériences réalisées	26
Durée de la reconnaissance de la Souris notée dans 12 expériences :	
— moyenne	1 mn 18 s
— maximum	4 mn 32 s
— minimum	20 s
Essais de déglutition par :	
— la tête (22 expériences)	30
— une patte antérieure (3 expériences)	3
— le cou (2 expériences)	2
— le milieu du corps (4 expériences)	4

La reconnaissance de la proie et la recherche de sa tête peuvent être assez longues. De plus, souvent pendant ce comportement, la Vipère ne reste pas toujours au contact de la proie ; elle s'en écarte parfois jusqu'à une trentaine de cm mais revient par moment

près de la proie et finit par se cantonner à sa proximité ; elle garde le contact et amorce la déglutition dès qu'elle a trouvé la tête. Chez les Vipères aveuglées, la localisation de la tête de la proie est bonne et précise dans presque tous les cas, comme nous le montre le grand nombre d'essais de déglutitions effectués par la tête.

La vue intervient donc peu dans la reconnaissance de la proie et dans la localisation de sa tête. Cette série d'expériences est en accord avec les résultats obtenus avec des Souris expérimentales.

L'idée de la participation tactile ayant aussi été écartée, à la suite des résultats des expériences précédentes, il ne reste plus que le rôle chimique à envisager. Il nous faut alors essayer de préciser quel sens, du goût ou de l'olfaction intervient ou tout au moins prédomine dans ce comportement.

2. — EXPÉRIENCES EFFECTUÉES AVEC DES VIPÈRES AUX NARINES BOUCHÉES.

Proies : Souris tuées données à déglutir aux Vipères.

Nombre de Vipères utilisées 2 (1 ♂ et 1 ♀)

Nombre d'expériences réalisées 7

Durée de la reconnaissance de la Souris notée dans 2 expériences 39 s - 1 mn - 7 s

Essais de déglutition :

— par la tête (7 expériences) 7

— par une patte antérieure (1 expérience) 1

Le comportement de ces Vipères est tout à fait analogue à celui des Vipères normales. Par conséquent, comme nous l'avons déjà vu pour la recherche sur les traces de proie, les narines n'interviennent pas, ou ne sont pas indispensables, dans la reconnaissance de la proie et dans la localisation de sa tête.

3. — EXPÉRIENCES EFFECTUÉES AVEC DES VIPÈRES DONT ON A COUPÉ LES POINTES DE LA LANGUE.

Proies : Souris tuées données à déglutir aux Vipères.

Nombre de Vipères utilisées 5 (2 ♀ et 3 ♂)

Nombre d'expériences réalisées 22

Durée de la reconnaissance de la Souris notée dans 10 expériences :

— moyenne 1 mn 46 s

— maximum 4 mn 38 s

— minimum 15 s

Essais de déglutition :

— par la tête (21 expériences) 24

— par une patte antérieure (1 expérience) 2

— par le milieu du corps (1 expérience) 2

— par une patte postérieure (1 expérience) 1

La durée de reconnaissance de la proie et de recherche de sa tête est généralement allongée, parfois assez considérablement. Elle peut dépasser 4 minutes. De plus, souvent durant ce comportement,

la Vipère ne reste pas toujours à proximité de la proie. Elle s'en écarte, mais y revient par moment. Et pourtant, malgré cela, la localisation de la tête est toujours très bonne et précise, la majorité des essais de déglutition s'effectuant par elle. Des cellules sensorielles situées au niveau du museau, des lèvres, etc., interviendraient peut-être ?

4. — EXPÉRIENCES EFFECTUÉES AVEC DES VIPÈRES AVEUGLÉES AUXQUELLES ON A COUPÉ LES POINTES DE LA LANGUE.

Proies : Souris tuées données à déglutir aux Vipères.

Nombre de Vipères utilisées	2 (♂)
Nombre d'expériences réalisées	5
Durée de la reconnaissance de la proie notée dans 2 expériences.	1 mn 06 s - 50 s
Essais de déglutition par la tête (5 expériences)	5

Les résultats des quelques expériences que nous avons faites dans cette série sont en accord avec ceux de la série précédente. Quelles que soient les Vipères expérimentales employées, à part quelques petites modifications, le comportement de la fin de la 2^e phase se déroule de la même manière. La reconnaissance de la proie peut être légèrement différente d'une série d'expériences à l'autre, notamment en ce qui concerne la durée, mais la localisation de la tête est toujours bonne et précise.

On peut dire que la localisation de la tête de la proie est basée sur l'existence de substances chimiques. Mais, alors que dans la recherche sur la trace de la proie la langue était déterminante, ici nous n'avons pas réussi jusqu'à présent à supprimer cette localisation de la tête. La langue jouait un rôle olfactif très net dans la recherche sur la trace des Souris et il est possible qu'ici son rôle soit aussi important. Mais il est difficile d'expliquer pourquoi les Vipères à la langue coupée retrouvent très bien la tête de la proie. Il y a là un mécanisme qui nous échappe actuellement.

La consistance de la proie (dureté) a-t-elle une action sur la localisation de la tête ? Cela nous paraît peu probable car nombreuses sont les déglutitions par la tête sans que la Vipère n'ait touché la proie. Elle ne peut pas ainsi différencier la tête par une dureté relative différente. D'autre part, les essais de déglutition des peaux de Souris (bourrées ou non) se font par la tête alors que leur consistance est uniforme.

Il y a peut-être des cellules gustatives très en avant sur les lèvres des Vipères. Mais il est difficile de comprendre leur fonctionnement, car le premier essai de déglutition peut s'effectuer par la tête sans que la cavité buccale ou les bords des lèvres de la Vipère aient été en contact avec la proie. Cependant, il faut penser

que le goût intervient après des essais de déglutition ailleurs que par la tête, car ces essais sont souvent de courte durée, la Vipère recherchant ensuite la tête.

*ESSAIS D'EXTRACTION
DES SUBSTANCES ATTRACTIVES HYPOTHÉTIQUES
A PARTIR DES PEAUX ET CORPS DE SOURIS*

Les expériences précédentes nous ont montré que les substances responsables de l'attraction chimique des Souris se trouvaient dans la peau. Nous avons fait cependant quelques essais d'extraction à partir des corps.

Nous avons utilisé l'acétone comme solvant, après avoir vérifié qu'il n'était ni attractif, ni répulsif pour les Vipères. Nous avons essayé différents procédés : macération de peaux ou de corps pendant 24 h dans l'acétone, peaux ou corps portés à l'ébullition dans l'acétone pendant 15 mn, peaux pendant 40 mn et 60 mn. Enfin, nous avons utilisé un extracteur Kumagava. Les peaux précédemment traitées et déshydratées, ont été broyées et mises dans les cartouches de l'extracteur que nous avons fait fonctionner pendant 15 h. Nous envisagerons seulement le cas des peaux traitées.

Tous les liquides obtenus par macération, ébullition, etc. ont été filtrés d'abord. Le produit recueilli dans les filtres (surtout des graisses) était conservé. Il n'avait aucune odeur de Souris décelable par l'Homme. Nous avons ainsi obtenu des concentrés de filtrat qui, suivant le mode d'obtention, avaient pour nous une odeur plus ou moins nette de Souris. Ces substances ont été testées sur des leurres présentés aux Vipères. Dans tous les cas, les résultats ont été négatifs. Nous avons alors testé les restes de peaux obtenus après les différents traitements et nous nous sommes aperçu que les peaux ou tout au moins la majorité de celles-ci avaient gardé leur attraction chimique sur les Vipères. Signalons ici que, pour nous, les peaux ne sentaient plus la Souris. Les différents traitements essayés en utilisant l'acétone comme solvant ne nous ont pas permis jusqu'à présent d'extraire les substances responsables de l'attraction chimique des Souris sur les Vipères. Bien entendu, ce ne sont là que des essais préliminaires qui devront être continués en utilisant d'autres solvants (éther, alcool, eau, etc.), et même d'autres techniques d'extraction.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

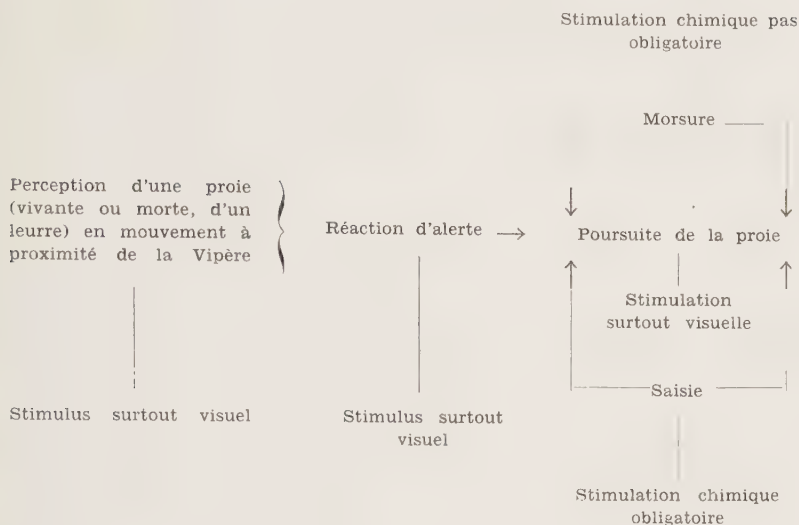
L'étude systématique de la chaîne du comportement de chasse et de capture chez *Vipera aspis* nous a permis de voir l'action des différents sens sur les diverses étapes de ce comportement.

Un facteur très important, mais difficile à contrôler et à doser, la motivation interne des Vipères, joue un grand rôle sur le déroulement de toute la chaîne de comportement. DULLEMEIJER (1961) a bien mis en évidence l'importance de ce qu'il appelle l'état de faim chez *Crotalus ruber* sur le comportement nutritionnel.

Examinons d'abord la première phase depuis la détection de la proie jusqu'à la morsure et les problèmes qui s'y rapportent.

Le stimulus visuel est le plus important, et il est suffisant pour que la première phase se déroule complètement et normalement. DULLEMEIJER (1961) a bien mis en évidence l'importance de ce stimulus visuel avant la morsure chez *Crotalus ruber*. Lorsque le stimulus visuel est supprimé (chez les Vipères aveuglées), la première phase peut se dérouler, mais elle est un peu différente. La détection de la proie est plus difficile et sa localisation moins bonne et moins précise ; dans ce cas, elle s'effectue grâce au stimulus olfactif et à la détection des vibrations du sol, ces dernières jouant un rôle plus important. Signalons à ce propos que la perception des vibrations du sol joue un rôle qui est loin d'être négligeable dans l'activité des Vipères. Ceci avait été remarqué par ABERCROMBY (1922) : les Serpents qui ne possèdent pas d'oreilles externes, même sous forme d'orifice, ont l'ouïe mauvaise. Les bruits leur sont communiqués surtout par les vibrations du sol et ils sont facilement troublés par le bruit des pas, tandis qu'ils restent sourds aux grands bruits qui s'effectuent au-dessus du sol. Les observations que nous avons pu faire à ce sujet sont en accord avec ce qu'écrit cet auteur. Chez les Vipères aveuglées la localisation des proies est possible, mais elle n'est pas toujours très précise : les morsures manquées qui sont exceptionnelles chez les Vipères normales, sont dans ce cas en nombre non négligeable. Notons que chez toutes les autres Vipères expérimentales, cette première phase se déroule comme chez les Vipères normales. Les perturbations que l'on observe dans le comportement de celles qui sont aveuglées, nous montrent bien toute l'importance que prend le stimulus visuel dans cette première phase. La vision des Vipères est une vision de mouvement et non de forme. La proie immobile, même assez près de la Vipère, n'est pas ou mal repérée par elle, mais au moindre mouvement l'alerte est déclenchée. Le mouvement de la proie est une condition essentielle pour que la première phase du comportement de chasse se déroule normalement.

Nous pouvons schématiser le déroulement de cette première phase de comportement comme suit :



A la présentation d'une proie, il est possible de déclencher plusieurs morsures ou saisies consécutives chez une Vipère. Le temps séparant la mort de la proie de la morsure augmente avec le nombre de morsures effectuées auparavant ; la dernière Souris mordue peut ne pas mourir.

Il semble que le venin se reconstitue assez vite dans les glandes de la Vipère, tout au moins en ce qui concerne les doses nécessaires pour tuer les proies.

La saisie dépend d'une interaction de plusieurs facteurs, mais une condition est nécessaire : il faut une stimulation chimique, qui est perçue probablement lors de la morsure. Par contre, la stimulation visuelle suffit à déclencher la morsure.

Le déclenchement de recherche (début de la 2^e phase) se produit après la saisie ou après morsure, lorsqu'il y a eu stimulation chimique. Elle est plutôt d'ordre gustatif qu'olfactif.

L'olfaction joue le plus grand rôle dans la recherche des proies après morsure ou saisie. La fonction olfactive est assurée par les organes de Jacobson par l'intermédiaire de la langue. KAHMANN (1932) a fait des expériences analogues chez des Colubridés et en particulier chez *Natrix natrix*. Il a étudié les réactions de Couleuvres normales et expérimentales devant des traces de proies. Il a ainsi aveuglé, bouché les narines, cautérisé les organes de Jacobson, coupé les pointes de la langue, et la langue entière de certaines Couleuvres. Ces résultats mettent en valeur l'importance des organes de Jacobson comme organe de l'olfaction. Il conclut que l'organe de Jacobson est l'organe chémorécepteur de beaucoup de Serpents. Les substances

olfactives lui sont amenées par les pointes de la langue. Selon DULLEMEIJER (1961), la principale fonction de la capsule olfactive chez les Crotales, et probablement aussi chez d'autres Vipéridés, semble être la conduction du courant d'air pour la respiration et le conditionnement de cet air. Nos résultats sont en accord avec ceux de ces deux auteurs.

Les substances responsables de la stimulation chimique sont localisées dans la peau des Souris et peuvent demeurer attractives assez longtemps après la mort.

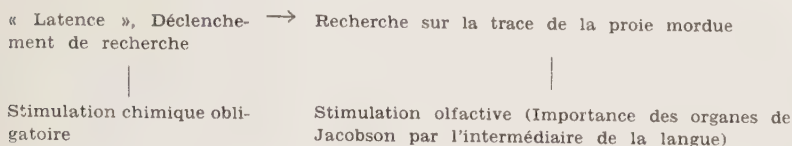
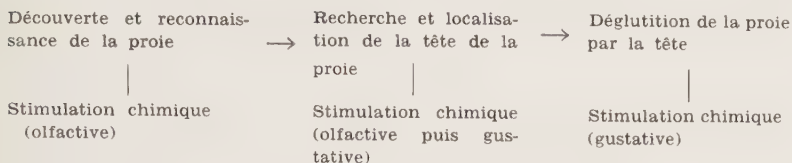
L'état de la proie joue un rôle important dans la recherche sur sa trace: lorsque la Souris est morte, la poursuite d'après sa trace peut avoir lieu; lorsqu'elle est vivante, la recherche sur sa trace n'est possible qu'après morsure d'une proie.

Le substratum n'a pas beaucoup d'influence sur la poursuite des proies d'après la trace. Il semble agir surtout sur la locomotion des Vipères et peut-être aussi agit-il plus favorablement lorsqu'il est sec.

La vue intervient peu dans la reconnaissance de la proie, et dans la localisation précise de la tête de celle-ci. Le toucher n'intervient pas dans ce comportement. La consistance (dureté) de la proie n'intervient pas dans la localisation de la tête de celle-ci. La reconnaissance de la proie et la localisation de sa tête sont liées à un stimulus chimique. Il y a probablement un stimulus olfactif d'abord. Mais alors que nous avons pu le supprimer dans les poursuites de Souris d'après leurs traces en coupant les pointes de la langue des Vipères, dans ces derniers cas nous n'avons pas réussi à inhiber ce stimulus olfactif. Actuellement, il nous est difficile de comprendre le mécanisme olfactif qui intervient dans la reconnaissance de la proie et la localisation de sa tête. Des expériences supplémentaires seraient nécessaires pour élucider ce problème.

Ensuite intervient un stimulus gustatif qui se traduit dans les essais de déglutition par un abandon, lorsqu'ils n'ont pas eu lieu par la tête, et par une nouvelle recherche de celle-ci. Ces essais infructueux ne sont jamais faits avec beaucoup d'insistance et parfois la gueule de la Vipère est à peine entrouverte. Dans ce dernier cas, seule la partie antérieure de la cavité buccale du Serpent vient au contact de la proie.

Nous pouvons schématiser le déroulement de la deuxième phase du comportement de chasse chez la Vipère comme suit:

1^{re} partie: « a »2^e partie: « b »

Jusqu'à présent, les essais d'extractions des substances responsables de l'attraction chimique des Souris sur les Vipères ne nous ont pas permis d'isoler ces substances.

CHAPITRE II

COMPORTEMENT COMPETITIF DE SERPENTS EN PRESENCE D'UNE SEULE PROIE

Chez les Serpents, plusieurs auteurs ont décrit les comportements particuliers qui précèdent ou accompagnent l'accouplement. Lorsqu'ils ont lieu entre mâles, ils sont appelés « combats », s'ils se produisent entre ♂ et ♀ ce sont les « danses ». FLEAY (1937) chez *Pseudechis porphyriams*; REUSS (1926), KÖSTER (1932), VOLSÖE (1944) chez *Vipera berus*; GLOYD (1947-1948) chez *Pituophis sayi affinis*, *Crotalus viridis viridis*, *Agkistrodon mokeson mokeson* et *Crotalus atrox*; SHAW (1948, 1951) chez *Crotalus ruber* et *viridis*, *Agkistrodon m. laticinctus* et divers Colubridés américains; SAINT GIRONS (1949-1952) chez *Vipera aspis*; ANGEL (1950) chez *Vipera berus*, la Couleuvre de Montpellier, la Verte et jaune; HANSEN (1950) chez *Pituophis catenifer deserticola*; LOWE et NORRIS (1950) chez *Crotalus cerastes laterorepens*; TINKLE (1951) chez 1 ♀ *Drymarchon c. malenurus* et 1 ♂ *Drymarchon c. couperi*; WOLFGANG VON BUDDENBROCK (1954) et BURTON chez *Vipera berus*; KLAUBER (1956) chez les Crotales; MERTENS (1959) chez *Vipera berus*, SCHMIDT et INGER (1960) chez *Vipera berus*.

KOPSTEIN (1914) a observé des combats chez *Vipera macrops* en captivité sans en connaître la cause.

Des comportements voisins peuvent résulter d'une attitude de défense par exemple des Crotales en face de Serpents ophiophages (BOGERT, 1941) ou plutôt d'une réaction nerveuse observée par MEADE (1940) chez 1 *Lampropeltis getulus holbrookii* et 1 *Crotalus horridus atricaudatus*.

Ces « combats » ont été aussi interprétés comme comportement territorial: Mc CANN (1935), chez 2 ♂ *Zamenis mucosus*; LOWE (1948).

Des comportements analogues ont pu être observés en présence de nourriture. R. SCHWEIZER (1910) décrit comment 2 Vipères Aspic et 1 Vipère des sables se disputent une même Souris en essayant chacune de tirer la proie de son côté pour l'avalier. HYDE (1923) rapporte une observation dans laquelle 3 « garter snakes » (1 gros et 2 petits) essaient d'avalier en même temps un Crapaud. Les 2 petits, sans lâcher leur proie, sont avalés par le plus gros. SHAW (1948-1951) a observé ces luttes entre ♂ chez diverses espèces de Serpents américains en captivité. Le combat entre les ♂ survient pendant la période d'activité sexuelle, ou durant, ou immédiatement après la prise de nourriture. SHAW pense cependant que ces luttes ont leur genèse dans l'état sexuel des ♂ impliqués. SUTHERLAND (1958) a fait deux observations de combat entre 2 ♂ *Crotalus horridus h.* en captivité. Apparemment le comportement des Crotales était induit par la présence de nourriture et il apparaît logique de l'interpréter comme une compétition pour la nourriture puisque les Serpents manifestent ce comportement seulement quand la nourriture est introduite.

GOOCH (1964) signale des luttes chez de jeunes *Vipera berus* en captivité lorsqu'il y a de l'odeur de proie (Lézards) dans leur cage, ils se saisissent ainsi entre eux. STEMMLER-GYGER (*in litteris* le 2-9-1965) a également observé des combats pour la nourriture, avec morsures, chez de jeunes Vipères en captivité.

BAUMANN (1929), au cours de ses expériences sur la recherche des proies chez *Vipera aspis*, note quelques cas où, dans leurs cages d'élevage, des animaux très affamés cherchant leur proie sont animés de mouvements respiratoires saccadés lorsqu'ils sont dérangés par d'autres Vipères. Il compare ce comportement à celui des ♂ en rut pendant les danses d'accouplement qui, dit-il, est lié à une impression olfactive. Mais malgré de nombreuses expériences, il ne peut pas préciser davantage ce comportement.

Au cours de nos expériences sur le comportement de chasse et de capture chez *V. aspis*, nous avons observé à maintes reprises ce comportement analogue aux « combats » ou « danses » prénuptiales. Nos observations ont été faites en terrarium extérieur de 36 m²

et dans le terrarium de 14 m² aménagé au laboratoire, dans les conditions expérimentales précisées en première partie.

Nos premières observations, qui correspondaient aux périodes naturelles d'accouplement des Vipères (printemps ou automne), nous avaient fait penser à un banal comportement prénuptial. Mais par la suite nous avons vu le même comportement à n'importe quelle période de l'année. On a observé ce comportement entre des Vipères de même sexe, de sexe différent ou entre des Serpents d'espèces différentes, et nous diviserons nos observations en fonction de ces données.

1. — COMPORTEMENT COMPÉTITIF D'UN SERPENT EN PRESENCE D'UN AUTRE.

Dans une expérience, une Aspic ♀ et une Couleuvre à collier ♂ sont en présence d'une Souris blanche. La Vipère seule manifeste le comportement compétitif, la Couleuvre ne réagit pas. Les autres expériences de cette série sont groupées dans les tableaux 11 (expériences 8 et 9) et 12 (expériences 2, 4, 6, 10, 13, 17). Il en résulte qu'une Vipère en état de se nourrir (quel que soit son sexe) peut manifester ce comportement. La présence d'une proie est indispensable. La morsure, par contre, ne l'est pas. La détection olfactive d'une Souris, au même titre qu'une morsure de celle-ci, peut déclencher ce comportement à une condition fondamentale, c'est que cette Vipère parvienne près d'un autre Serpent, ou mieux à son contact, au cours de déplacements de l'un ou de l'autre. Ce comportement est stéréotypé d'une façon parfaite et se présente ainsi: la Vipère stimulée par la proie, au contact d'un autre Serpent, indépendamment de son sexe et de son espèce, s'anime de soubresauts saccadés avec des ondulations amples du corps, des sorties de la langue et quelquefois de petits sifflements. Ce comportement a lieu en général au contact de l'autre Serpent, mais il peut subsister un peu lorsque ce Serpent a fui, sur le sol à l'emplacement de celui-ci. Les Serpents non stimulés, soit qu'ils n'aient pas détecté la proie, soit qu'ils n'éprouvent pas le besoin de se nourrir à ce moment précis, soit immédiatement après une stimulation récente (fin de déglutition d'une proie par exemple), ne réagissent pas au comportement de la Vipère stimulée. Ils demeurent immobiles ou bien s'éloignent de la Vipère excitée. Ce comportement se termine assez rapidement lorsque l'autre Serpent ne réagit pas, ou après sa fuite. Ensuite la Vipère stimulée continue la recherche de sa proie. Le comportement de la Vipère stimulée ne dépend pas du sexe, ni de l'espèce de l'autre Serpent; en effet, des expériences nous montrent qu'une Vipère Aspic ♂ stimulée peut manifester ce comportement en présence d'un autre ♂ (expériences 8 et 9, tableau

DATE	PREMIÈRE ASPIC S'INTÉRESSANT A LA PROIE	NATURE DE LA PROIE	AUTRES SERPENTS INTERVENANT PAR LA SUITE	COMPORTEMENT COMPÉTITIF	N° DES EXPÉ- RIENCES
23 octobre 1962	Aspic ♂ 3	Souris tuée qui touche la queue.	Aspic ♂ 3 mord le ♂ 1 qui mord à son tour le ♂ 3 à la tête	Comportement compétitif entre les 2 ♂.	1
7 mars 1962	Aspic ♂ 1	Souris blanche vivante mordue plusieurs fois.	Aspic ♂ 2 ne mord pas la proie	Essai de déglutition de la proie par les 2 Vipères par la tête. Soubresauts du ♂ 1 sur le ♂ 2 (immobile) et sur le soi. Déglutition de la proie par le ♂ 1.	2
19 octobre 1962	Aspic ♂ 1 et 3 à côté l'une de l'autre	Elle cherche la trace d'une Souris morte que l'on traîne devant les deux Vipères qui poursuivent la proie.		Le ♂ 3 saisi le côté de la tête de l'autre ♂ et le maintient quelques secondes, le ♂ 1 allongé vibre sur lui-même. Après l'étreinte le ♂ 1 saigne à côté de l'œil gauche. S'emmêlent vigoureusement projettent réciproquement leur tête mais sans mordre. Ce « combat » dure quelques instants.	3
29 novembre 1962	Aspic ♂ 1	Peau de Souris bourrée mordue traînée.	Aspic ♂ 6	Comportement compétitif habituel.	4
18 juin 1963	Aspic ♂ 1	cherche la trace d'une proie mordue.	Aspic ♂ 6 qui se met en quête	Le ♂ 1 vibre, sur le ♂ 6 qui se sauve poursuivi par le ♂ 1. Celui-ci abandonne et continue sa recherche.	5

TABLEAU 11. — Comportement compétitif lorsque deux Aspics mâles sont mis en présence

DATE	PREMIÈRE ASPIC S'INTÉRESSANT A LA PROIE	NATURE DE LA PROIE	AUTRES SERPENTS INTERVENANT PAR LA SUITE	COMPORTEMENT COMPÉTITIF	N° DES EXPÉ- RIENCES
18 juin 1963	Aspic ♂ 3 et ♂ 6	Peau et corps de Souris. Ils s'y intéressent successi- vement.	Aspic ♂ 1	Comportement habituel de ce ♂ avec chacun des ♂ 3 et 6. Si l'on touche en ce moment le ♂ 1 du bout d'un baton que l'on agite en soubresauts, le ♂ 1 réa- git comme au contact d'une autre Vipère, vibre et ondule son corps.	6
21 août 1963	2 jeunes ♂ Aspic	Suivant une piste com- mune de proie.		Lorsque les 2 ♂ se rencontrent, et se touchent en suivant la piste de la proie, ils s'animent de soubresauts, les 2 corps s'entraient rapidement et vigoureuse- ment, les têtes se maintenant à la même hauteur à environ 10 cm du sol. Ce combat a duré à peu près 2 après quoi une des Vipères s'est sauvée et chacune a quêté de son côté pour retrouver la piste de la proie.	7
30 août 1963	Aspic ♂ 3 aveuglé	Souris tuée.	Aspic ♂ 6	Le ♂ 6 au cours de ses déplacements vient au contact du ♂ 3 qui recouvrait la proie. Légers soubresauts du ♂ 3. Le ♂ 6 ne réagit pas.	8
17 septembre 1963	Aspic ♂ 3 aveuglé	Souris vivante mordue et tuée.	Aspic ♂ 6	Le ♂ 6 au contact du ♂ 3, qui est à dégoutir la Souris, soubresaute sur ce der- nier qui ne répond pas. Le ♂ 6 essaie de déglutir la Souris par le côté.	9
23 octobre 1963	♂ 1 aveuglé	Mulet mort.	Aspic ♂ 6 (aveuglé)	Comportement réciproque typique.	10
3 juillet 1964	♂ 7 langue coupée	Souris blanche vivante mordue.	Aspic ♂ 6 (narines bou- chées), ♂ 10 (langue coupée)	» »	11

TABLEAU 11 (suite)

DATE	PREMIÈRE ASPIC S'INTÉRESSANT A LA PROIE	NATURE DE LA PROIE	AUTRES SERPENTS INTERVENANT PAR LA SUITE	COMPORTEMENT COMPÉTITIF	N° DES EXPÉ- RIENCES
17 septembre 1962	Aspic ♂ 8	Souris blanche vivante, intérêt, cherche sa proie.	Aspic ♀ 4 a détecte la proie touche le ♂	Le ♂ touché par la ♀ s'anime de soubresauts qui se communiquent à la ♀. Les 2 cherchent la piste de Souris. Projection des têtes l'une contre l'autre sans ouverture de la gueule. Comporte- ment observé à 2 reprises à quelques minutes d'intervalles.	1
10 octobre 1962	Aspic ♀ 5	Souris tuée suivie à vue.	Aspic ♂ 6 et Vipérine ♀ sur le chemin de la proie	L'Aspic ♀ au contact des 2 Serpents s'anime de soubresauts et même petits sifflements saccadés. Si les Serpents rencontrés restent immobiles, la Vipère ♀ s'éloigne. Par contre si les Serpents remuent, excitation plus vive et le comportement dure plus longtemps.	2
12 octobre 1962	Aspic ♀ 4	suivant une trace de Sou- ris morte (pas de morsu- re).	Aspic ♂ 1 touche la ♀	La ♀ s'anime de soubresauts saccadés, remue la tête. Le ♂ manifeste ce même comportement.	3
23 octobre 1962	Aspic ♂ 3	vient de déglutir une Souris.	Aspic ♀ 4 b survient, détecte la présence de la proie	La ♀ s'éloigne, pas poursuivie par le ♂. Soubresauts sur le ♂ venant de la manger, le ♂ ne réagit pas.	4
28 novembre 1962	Aspic ♀ 9	Souris blanche vivante s'y intéresse (pas de mor- sure) on la retire.	Aspic ♂ 1 survient	Extrêmement des corps et soubresauts saccadés.	5
4 décembre 1962	Aspic ♀ 9	Souris à moitié déglutie par elle.	Aspic ♂ 3 survient, cherche la tête de la proie, 1 essai de déglutition par 1 patte postérieure	Le ♂ manifeste le comportement à la détection de la proie que la ♀ avalait. La ♀ ne réagit pas.	6
22 janvier 1963	Aspic ♂ 7	Poursuite de la trace d'un corps de Souris.	Aspic ♀ 4 a détecte la trace du corps passe près d'elle	Le ♂ arrive au contact de la ♀. Comportement habituel.	7

TABLEAU 12. — Comportement compétitif lorsque 2 Aspics (♂ et ♀)
sont mis en présence

DATE	PREMIÈRE ASPIC S'INTÉRESSANT À LA PROIE	NATURE DE LA PROIE	AUTRES SERPENTS INTERVENANT PAR LA SUITE	COMPORTEMENT COMPÉTITIF	N° DES EXPÉ- RIENCES
28 mars 1963	<i>Aspic ♂ 3</i>	Morsure vivante. Souris	<i>Aspic ♀ 5 mord la Souris vivante déjà mordue</i>	Comportement habituel entre les 2 Vipères.	8
22 octobre 1962	<i>Aspic ♂ 7</i>	Essai de déglutir une Souris morte.	<i>Aspic ♀ 9</i>	Entremêlement des corps des 2 Vipères. Parfois la ♀ demeure sur la Souris et vibre. Essai de déglutition de la Souris par la tête en même temps par les 2 Vipères, à 2 reprises.	9
25 juin 1963	<i>Aspic ♂ 1</i>	Morsure de peau de Souris bourrée.	<i>Aspic ♀ 4 b, ♂ 7 et ♂ 3</i>	Au cours de sa recherche le ♂ 1 est entré en comportement habituel avec <i>Aspic ♀ 4 b, ♂ 7 et ♂ 3</i> qui n'ont pas réagi.	10
25 juin 1963	<i>Aspic ♂ 1</i>	Morsure de peau de Souris bourrée.	<i>Aspic ♀ 4 a cherchant après morsure d'une Souris</i>	Comportement réciproque qui dure quelques instants. Enlacement des corps, vibrations, têtes soulevées du sol, etc... Pendant ce temps, si l'on touche la queue du ♂ 1 avec un bâton que l'on fait vibrer, on obtient le même compor- tement de la part de celui-ci.	11
22 août 1964	<i>Aspic ♂</i>	Recherche après saisie d'une peau de Souris bourrée.	<i>Aspic ♀ 4 b et ♂ 1</i>	Comportement réciproque.	12
7 mai 1963	<i>Aspic ♀ 4 a</i>		<i>Aspic ♀ 5 et ♂ 6 sont immobiles sur son passage</i>	Elle manifeste son comportement suc- cessivement sur les 2 Vipères et continue sa recherche.	13
23 octobre 1963	<i>Aspic ♂ 1 aveuglé</i>	Souris blanche vivante mordue 2 fois.	<i>Aspic ♀ 4 b</i>	Comportement typique du ♂ avec la ♀.	14
12 novembre 1963	<i>♂ 6 aveuglé</i>		<i>Aspic ♀ 4 b aveuglée</i>	Comportement réciproque chez les 2 Aspics.	15
12 août 1964	♂	Souris blanche vivante mordue.	<i>Aspic ♀</i>	» »	16
17 août 1964	♂	Morceaux de Souris.	<i>Aspic ♀</i>	♂ a commencé la déglutition d'un morceau de Souris, la ♀ vient au contact et manifeste le comportement, le ♂ ne répond pas.	17

TABLEAU 12 (suite)

11), (expérience 11, tableau 12) ou d'une ♀ (expérience 6, tableau 12). De même une ♀ stimulée peut manifester ce comportement en présence d'une autre ♀ (expérience 13, tableau 12) ou d'un ♂ (expériences 2, 4, 13 et 17, tableau 12) et même en présence d'une autre espèce de Serpent en l'occurrence une Couleuvre vipérine ♀ (expérience 2, tableau 12) ou une Couleuvre à collier ♂ (expérience décrite au début du paragraphe).

2. — MANIFESTATION DE CE COMPORTEMENT SIMULTANEMENT CHEZ DEUX VIPERES AFFAMEES MISES EN PRESENCE L'UNE DE L'AUTRE.

Nous venons de voir ce qui se passait lorsqu'une Vipère seule en état de se nourrir était stimulée par une proie. Nous allons maintenant envisager le cas où 2 Vipères sont en état de se nourrir et sont stimulées simultanément par une même proie. Dans ce cas, le comportement est analogue à celui envisagé plus haut, mais il est beaucoup plus complet. En effet, les deux individus y prennent part activement. Ce comportement peut se manifester chez 2 Aspic ♂ (tableau 11), 2 ♀ (3 expériences) ou une ♀ et un ♂ (tableau 12, expériences 1, 3, 5, 8, 9, 11, 12, 14, 15, 16).

Nous ne reviendrons pas en détail sur les différentes expériences, mais à partir de celles-ci, nous allons énoncer chronologiquement les manifestations du comportement. Deux Vipères en état de se nourrir sont stimulées par une proie. Lorsque les Vipères sont proches l'une de l'autre, ou qu'elles viennent en contact au cours de la recherche d'une proie, ce comportement apparaît. En général, c'est la première Vipère stimulée par la proie qui réagit d'abord. Au contact de l'autre et souvent dessus, elle s'anime de soubresauts saccadés avec des sorties rythmiques de langue, accompagnées ou non de petits sifflements. En même temps, le corps de la Vipère décrit de larges ondulations. Ce comportement se communique vite à l'autre Vipère qui réagit de la même façon. Le comportement se poursuit alors, les corps des deux Vipères s'entrelacent rapidement et vigoureusement (fig. 41). Les deux corps ainsi enchevêtrés, les animaux peuvent se déplacer sur le sol, les têtes portées hautes au-dessus du sol (environ 10 cm, fig. 42). Souvent tout ceci s'accompagne de projection des têtes l'une vers l'autre, sans que la gueule soit ouverte. Il arrive quelquefois qu'il y ait morsure au cours de la projection des têtes comme nous l'avons observé chez 2 ♂ (expérience 3, tableau 11). Ce comportement dure plus ou moins longtemps suivant l'ardeur de l'excitation des 2 Vipères. Dès que ce combat cesse, les 2 Vipères continuent individuellement la recherche de la proie commune.



Fig. 41. — Enlacement des corps d'une femelle et d'un mâle; en même temps des soubresauts saccadés se manifestent.



Fig. 42. — Autre phase du comportement compétitif: on voit une femelle sur une autre et les larges ondulations des 2 corps, les 2 têtes étant portées au-dessus du sol, l'une à côté de l'autre.

3. — MANIFESTATION DE CE COMPORTEMENT CHEZ TROIS VIPERES EN PRESENCE.

Dans ces conditions, les manifestations du comportement sont analogues à celles que nous avons décrites pour 2 individus. En général, si 3 Serpents sont en présence, les 2 sexes existent (fig. 43).



Fig. 43. — A droite, manifestation typique du comportement compétitif: les 2 femelles ont enlacé leur corps, elles sont animées de soubresauts en même temps; les 2 têtes sont portées l'une à côté de l'autre à environ 10 cm au-dessus du sol. Les Vipères peuvent ainsi progresser en entrelaçant leur corps à partir de la tête. Sur la gauche de cette photo, une 3^e Vipère (un mâle), qui a été stimulée par la présence de la proie, intervient et va se mêler au comportement des 2 ♀.

Remarque. Dans une expérience, le comportement observé est exceptionnel puisqu'il n'y a pas seulement morsure mais début de déglutition de la ♀ 4 par le ♂ 6. Ces 2 Vipères essayaient de déglutir une proie par la tête en même temps, tandis qu'une troisième (le ♂ 1) réussit à tirer la proie et à faire lâcher prise aux deux autres Vipères. Le ♂ 6 commence alors à déglutir la tête de la ♀. Nous sommes intervenu pour dégager cette dernière dont la tête était déjà avalée et la déglutition se poursuivait. Lorsque la ♀ fut dégagée, elle est venue près du ♂ 6 qui n'a jamais tenté de la déglutir. L'explication de ce comportement n'est pas facile. On pourrait penser que cette déglutition s'est effectuée parce que la ♀, après avoir essayé de déglutir la Souris, possédait encore l'odeur ou le goût de Souris dans sa cavité buccale et en bordure de celle-ci.

Une autre observation semblerait confirmer ces faits : l'Aspie ♂ 10 est occupé à déglutir une Souris, la tête est déjà avalée, le ♂ 1 qui vient perturber la Vipère précédente a été écarté à plusieurs reprises. Le ♂ 1 essaie de déglutir le côté de la tête de la Vipère 10, sans doute en tentant de déglutir la tête déjà avalée de la Souris ; la déglutition se poursuivant, le mâle 10 régurgite sa proie, mais sa mâchoire inférieure reste prise dans la gueule du ♂ 1 qui continue à déglutir le ♂ 10 et lui avale la tête. Le ♂ 10 à force de se débattre réussit à se dégager ; ceci a duré environ 3 minutes.

Mais comment interpréter le comportement du ♂ 3 qui, après avoir mordu 2 fois, une proie, mord violemment la tête de la ♀ 4 b qui se précipite sur la proie ? Comment expliquer le comportement de cette Vipère ♀ qui, après un « combat » avec un ♂, en cherchant sa proie, passe à proximité d'une Couleuvre vipérine qu'elle tente de déglutir vigoureusement à 2 reprises par la partie antérieure du corps (tête ou cou) ? Ces deux derniers comportements ne peuvent s'expliquer par le fait que ces 2 Serpents mordus ou déglutis possèdent une odeur de Souris, puisqu'ils n'ont pas touché une telle proie auparavant.

Normalement, une Vipère qui mord ou saisit une Souris conserve dans sa cavité buccale l'impression chimique de celle-ci ; c'est cette impression chimique qui déclenche la recherche de la proie. Lorsqu'une Vipère mord un leurre sans impression chimique de proie, il n'y a pas déclenchement de recherche comme nous l'avons vu précédemment. Ainsi, la Vipère ♀ 4 b et la Couleuvre vipérine qui n'ont pas mordu ou saisi de Souris auparavant ne possèdent aucune impression chimique de cette proie dans leur cavité buccale, et pourtant la Vipère est mordue violemment par une autre, tandis qu'une Vipère a tenté de déglutir la Couleuvre. Ces comportements curieux sont difficile à expliquer dans l'état actuel de nos recherches.

Le comportement compétitif qui se manifeste entre les Serpents en présence d'une même proie est le résultat d'une intense excitation facile à observer. Ces dernières observations, où il y a non seulement morsure d'un autre Serpent mais tentative de déglutition, résulteraient d'une excitation maximum d'un Serpent. Ceci est en accord avec ce que nous avons observé au cours des expériences précédentes. Lorsqu'un seul Serpent est stimulé par une proie, l'excitation est faible, il en résulte seulement des soubresauts saccadés ; par contre si le deuxième Serpent réagit, l'excitation est plus forte et réciproque ; en plus de ces soubresauts, les corps s'emmellent vigoureusement, les têtes portées au-dessus du sol peuvent se projeter l'une vers l'autre avec ou sans morsure. Il n'est pas impossible qu'au cours de cette manifestation, une excitation encore plus forte d'une Vipère conduise à la morsure et même à la déglutition de l'autre Serpent.

A propos du déroulement du comportement de 3 Vipères résultant de leur stimulation par une même proie, il nous faut faire une remarque. Durant les manifestations de ce comportement déjà décrites, la proie, ou sa trace, perdent toute signification. Si on leur présente la proie, elles se consacrent uniquement au « combat » en l'ignorant totalement. Elles peuvent même passer dessus, en vibrant, sans s'en occuper. La figure 44 illustre bien ce phénomène. Le « combat » terminé, la Souris reprend alors toute sa signification, chaque Vipère s'éloigne et cherche seule la proie.

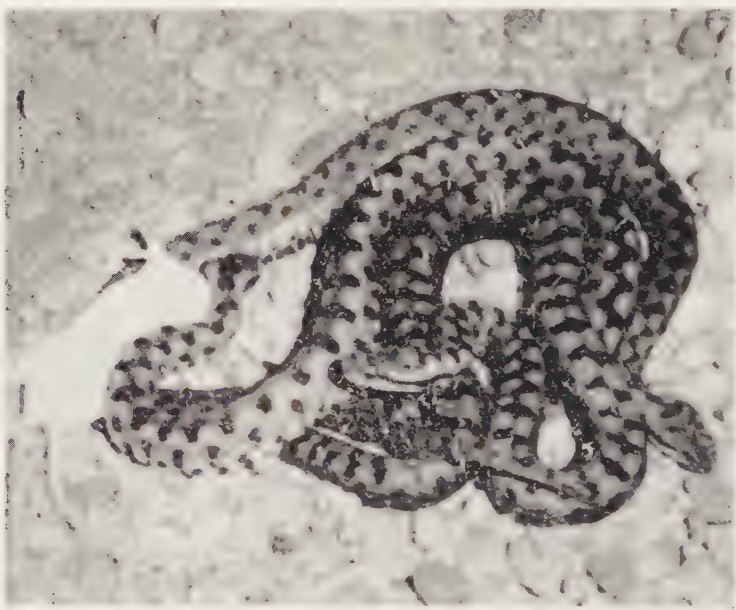


Fig. 44. — Comportement compétitif: on observe le corps de 2 femelles et 1 mâle enchevêtrés, animés de soubresauts, et la proie (une Souris blanche), très près, qui est délaissée durant ce comportement.

Ce phénomène semble général dans toutes les manifestations de ce comportement indépendamment du nombre des Vipères stimulées par une même proie.

4. — MANIFESTATION DE CE COMPORTEMENT CHEZ DEUX SERPENTS D'ESPECE DIFFERENTE ET DE MEME ESPECE.

Dans cette série d'expériences, une Vipère et une ou deux Couleuvres sont en présence. Le petit nombre des expériences dans ce cas résulte du fait que nous avons très peu de Couleuvres avec nos Vipères.

Dans l'expérience 2 du tableau 12, la Couleuvre vipérine se nourrissant habituellement de Poissons, de Batraciens et de leurs larves, n'est pas stimulée par une Souris. Celle-ci n'a pas la valeur d'une proie pour elle et ne déclenche pas de réaction. Seule la Vipère est animée de soubresauts saccadés comme nous l'avons déjà vu.

Dans 2 expériences par contre, la Souris a la valeur d'une proie pour la Couleuvre à collier. Ainsi, lorsqu'une Couleuvre à collier et une Vipère en état de se nourrir sont stimulées par une même Souris, nous observons le comportement déjà remarqué chez les Vipères entre elles. Il y a les soubresauts saccadés, les enlacements vigoureux du corps, rarement des projections réciproques de tête et jamais de morsure mais il est possible qu'une excitation maximum puisse y conduire.

Chez un couple de Couleuvres à collier, nous avons observé aussi le comportement compétitif mais sa manifestation est un peu différente. Le 24 mai 1963, nous présentons une Grenouille morte aux Couleuvres. Elles se jettent simultanément sur la proie, la ♀ la saisissant par une patte antérieure, le ♂ par une patte postérieure. Tout en essayant de déglutir la Grenouille, elles la tirent chacune de leur côté. Lorsque les Couleuvres sont arrivées tête à tête, la ♀ réussit à faire lâcher prise au ♂ et déglutit le Batracien. Durant cette lutte, par moment les 2 Couleuvres, tout en tirant leur proie, manifestent un comportement d'intimidation: elles gonflent leurs corps, soulèvent la partie antérieure de celui-ci à une dizaine de cm du sol, mais nous n'observons pas de soubresauts.

Cette dernière série d'expériences nous montre que ce comportement n'est pas spécifique des Vipères puisqu'une Vipère et un autre Serpent, en l'occurrence une Couleuvre ou 2 Couleuvres, peuvent manifester ce comportement lorsqu'elles sont en présence d'une même proie.

5. — MANIFESTATION DU COMPORTEMENT COMPÉTITIF CHEZ DES VIPÈRES PRIVÉES DE CERTAINS SENS.

Jusqu'à présent les expériences que nous avons envisagées ont été effectuées avec des Serpents intacts (possédant tout leurs sens). Nous avons réalisé des expériences avec des Vipères privées de certains sens: aveuglées (tableau 11, expériences 8, 10; tableau 12, expériences 14, 15), narines bouchées (tableau 11, expériences 11), langue coupée juste derrière la bifurcation (tableau 11, expérience 11) et une autre expérience. Le comportement compétitif manifesté par ces Serpents est analogue à celui observé sur des Vipères normales dans les mêmes conditions expérimentales.

6. — COMPORTEMENT COMPETITIF CHEZ DES VIPERES EN CAGES.

Nous avons également pu observer le comportement compétitif chez des Vipères gardées en cage de 0,50 m $\times$ 0,50 m $\times$ 0,50 m au laboratoire, dans les conditions envisagées dans la première partie. Chez des Vipères adultes, nous avons fait 3 observations chez 1 ♂ et 1 ♀, 1 chez 2 ♀ et 1 chez 2 ♂. Dans ce dernier cas, le ♂ qui avait avalé la Souris a été dégluti par l'autre, ce dernier a vomi la nourriture, à peine digérée, 2 jours après. En octobre 1965, chez des Vipéreaux nés en août 1965, nous avons fait 1 observation de ce comportement chez 3 ♂ et 1 chez 2 ♀. La manifestation de ce comportement, observé en cage chez les adultes ou les jeunes, est tout à fait semblable à celle que nous avons observée en terrariums et décrite plus haut. Cependant, il semble que le comportement compétitif soit moins fréquent en cage car, souvent, lorsque 2 Vipères stimulées chimiquement par une Souris, elles se bornent à essayer chacune de déglutir la proie en la tirant de son côté.

7. — NATURE ET ORIGINE DE LA STIMULATION.

Après avoir envisagé les différentes manifestations de ce comportement, nous devons maintenant étudier plus en détail la stimulation elle-même.

Nous précisons au début que les Vipères d'expériences sont affamées et en état de se nourrir. C'est la condition essentielle du déroulement de ce comportement. Pour déclencher ce comportement les animaux d'expériences doivent être stimulés par des proies. Quelle est la nature de la stimulation et comment intervient-elle ?

BAUMANN (1929) avait remarqué quelques cas où certaines Vipères, cherchant leur proie, dérangées par d'autres, s'animaient de mouvements respiratoires saccadés comparables à ceux du ♂ au moment de l'accouplement. Il pensait que ce comportement était lié à une impression olfactive.

La morsure de la proie, qui joue un grand rôle dans les comportements liés à la nutrition, et en particulier dans la recherche de la proie, n'est pas indispensable dans ce comportement. Une proie en présence d'une Vipère la stimule suffisamment pour que ce comportement apparaisse. Des leurres permettent d'étudier la nature de cette stimulation ; ce sont des leurres sans caractères chimiques de Souris. Ainsi, la vue seule intervenait pour les Vipères. Jusqu'à présent nous n'avons pas réussi à stimuler, avec ces leurres, les Vipères qui, dans ces conditions, n'ont jamais manifesté ce comportement. Par contre, nous avons pu établir que la simple détection de la proie par son odeur (trace) suffisait à stimuler les Vipères.

D'autre part, les Vipères privées de certains sens (narines bouchées, langue coupée, aveuglées) manifestaient normalement ce comportement compétitif.

Par conséquent, ce n'est pas une stimulation visuelle qui est à l'origine mais bien une *stimulation chimique*. Cette stimulation est très certainement d'ordre olfactif, gustatif ou olfactif et gustatif. Dans les expériences où il n'y a pas de morsure, mais simplement détection de la proie, c'est une stimulation olfactive qui déclenche ce comportement. Dans les expériences où il y a morsure ou saisie de la proie, les stimulations olfactives et gustatives doivent intervenir simultanément. Dans les expériences effectuées avec les Vipères à langue coupée (olfaction supprimée) seule la stimulation gustative intervient, au moment de la morsure ou de la saisie de la proie, dans la manifestation du comportement compétitif.

Généralement le comportement compétitif cesse avec le début de la déglutition et à partir de ce moment-là ; la Vipère, bien que toujours stimulée par la proie, ne réagit plus, elle est incapable de manifester ce comportement avec un autre Serpent (tableau 12, expériences 4, 6, 17 ; tableau 11, expérience 9). Expérimentalement, en touchant le corps d'une Vipère qui a commencé à déglutir sa proie avec l'extrémité d'un bâton qui vibre, on ne peut pas déclencher ce comportement compétitif. La Vipère qui a commencé la déglutition, dérangée par une autre, cherche toujours à s'enfuir avec sa proie ; exceptionnellement, si l'autre Vipère « insiste », la Vipère qui déglutit la Souris peut manifester quelques petits soubresauts saccadés au contact de l'autre tout en essayant de fuir avec sa proie. La Vipère qui vient de déglutir une proie de grosseur normale n'est généralement plus en mesure de répondre à l'excitation d'un autre Serpent ou à celle, expérimentale, de l'extrémité d'un bâton. Exceptionnellement la Vipère qui a dégluti une petite proie ou un morceau de Souris peut manifester le comportement compétitif avec une autre Vipère ; mais dans ce cas la Vipère qui a mangé est généralement moins active que l'autre. La déglutition et la digestion inhibent donc ce comportement.

8. — NATURE DE LA STIMULATION SUCCEDANT A LA STIMULATION CHIMIQUE.

Toute Vipère stimulée chimiquement par une proie, mais éloignée des autres, ne manifeste jamais ce comportement. Pour qu'il se réalise, la Vipère doit être à proximité ou en contact avec un autre Serpent.

La stimulation des Vipères doit naître de leur contact mutuel par l'intermédiaire d'organes tactiles de leur peau. Lorsqu'une Vipère est stimulée chimiquement par une proie, on peut déterminer expé-

rimentalement ce comportement: si l'on touche le corps de la Vipère avec l'extrémité d'un bâton animé de saccades rythmiques, la Vipère intacte ou aveuglée s'anime de soubresauts caractéristiques avec de larges ondulations du corps (7 expériences). Les différentes expériences que nous avons réalisées nous montrent que la stimulation chimique des Vipères est suivie d'une stimulation tactile (par l'intermédiaire de leur peau), nécessaire à la manifestation du comportement compétitif. Ceci est réalisé lors du contact entre 2 Serpents alors qu'un voisinage quel qu'il soit est insuffisant.

REMARQUES

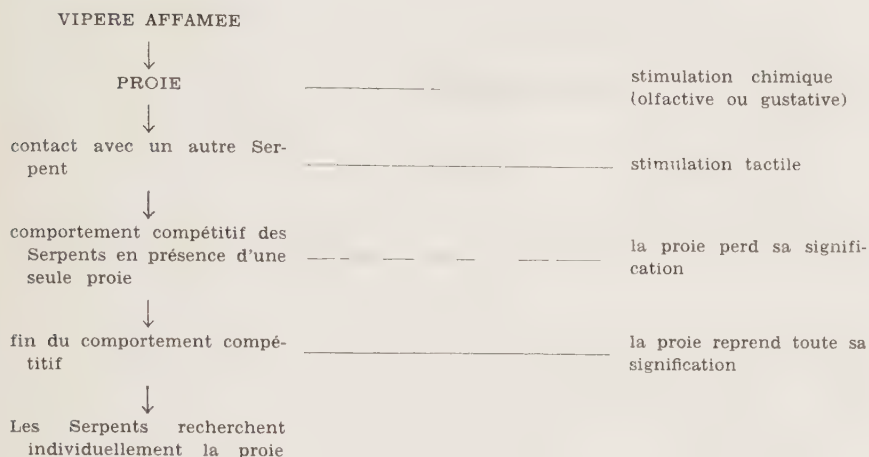
En dehors de toute stimulation chimique par la nourriture, les Vipères venant en contact au cours de leurs déplacements ne manifestent jamais ce comportement; ces observations sont très fréquentes. D'autre part, la stimulation tactile est bien particulière, car si les Vipères stimulées chimiquement par une proie rencontrent un objet quelconque mais inerte dans leurs déplacements (pierre, branches, etc.) ce contact ne déclenche jamais le comportement compétitif. Par contre, si l'objet devient mobile (bâton animé ou Serpent), ce comportement a lieu.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Ce comportement, que nous avons appelé compétitif, de Vipères en présence d'une seule proie a une certaine analogie avec les « combats de ♂ » ou les « danses nuptiales » mais son induction est cependant différente.

Les « combats de ♂ » ou les « danses » n'ont lieu qu'aux périodes d'accouplement tandis que le « comportement compétitif » peut se manifester à n'importe quelle période de l'année. Les comportements en relation avec la reproduction sont plus ou moins liés à la maturité sexuelle et à la présence des deux sexes dans le voisinage. Le comportement que nous venons d'observer est provoqué uniquement par la présence d'une proie et la proximité de 2 Serpents à l'exclusion de tout autre facteur (âge, sexes, espèces, saison, etc.).

Nous pouvons schématiser ainsi la chaîne de comportement:



Si une Vipère stimulée chimiquement par une proie arrive au contact d'un autre Serpent (stimulation tactile), elle s'anime de soubresauts saccadés et effectue de larges ondulations du corps, si l'autre Serpent ne réagit pas, le comportement s'arrête là. Si l'autre Serpent est lui-même stimulé chimiquement, il réagit comme la première Vipère et le comportement évolue: les corps s'enchevêtrent vigoureusement, les têtes portées au-dessus du sol peuvent être projetées l'une vers l'autre avec ou sans morsure; il peut même y avoir début de déglutition d'une Vipère. De telles observations n'ont pas été signalées à propos des comportements liés à la reproduction. SAINT GIRONS (1949) signale un cas où un mâle a mordu un autre mâle.

Pendant ce comportement qui peut durer plusieurs minutes, la proie qui l'a déclenchée perd toute signification et les Vipères peuvent passer dessus sans s'y intéresser. La proie ne reprend sa signification que lorsque le combat a cessé, et chaque Vipère la cherche individuellement.

La proximité de 2 Serpents n'est pas suffisante pour déclencher ce comportement: le contact est nécessaire.

L'excitation naissant de la stimulation des Vipères par une proie peut demeurer encore quelques temps après le « combat ». Ce dernier cesse chez les Vipères avec et après la déglutition de la proie. Bien que toujours stimulée par celle-ci, elle n'est plus excitable par le contact d'un autre Serpent et même par ses soubresauts saccadés. Il s'agit donc bien d'un « comportement compétitif ». En effet, pour la Vipère déglutissant la proie, la compétition avec d'autres Vipères perd tout son sens biologique; tout au plus se retire-t-elle avec sa proie si d'autres Serpents la dérangent durant la déglutition.

Le nombre des individus pouvant participer à ce comportement ne semble pas limitatif. Il dépend de la motivation de la faim des animaux en présence. Il faut au moins que 2 Vipères soient en contact et que l'une soit affamée.

Dans le comportement que nous avons observé, nous ne pouvons pas parler de « danses » ni d' « intimidation » mais plutôt de « véritables combats » indépendamment du sexe, de l'âge et de la nature des Serpents en présence, car il peut y avoir morsures et même début de déglutition d'un Serpent. Il est intéressant de remarquer que les stimuli très différents (la faim et la reproduction) déterminent des comportements semblables. La faim semble être un stimulus plus intense car, à excitation maximum, le comportement qu'il détermine est plus violent que celui provoqué à la période de reproduction. La manifestation de ce comportement, qui ressemble à celle observée aux périodes d'accouplement, peut être parfois difficile à identifier à ces périodes. Dans ce cas, il n'est pas toujours facile de faire la part de ce qui revient à la compétition en vue de l'alimentation et de ce qui revient aux phénomènes sexuels.

CONCLUSION GENERALE

Dans notre travail, nous avons énoncé quelques points particuliers de la Biologie de *Vipera aspis* en France.

En élevant ces animaux, en terrariums dans la nature, ou au laboratoire (cages et terrarium), et en expérimentant dans ces deux conditions, nous avons pu contrôler différents comportements, principalement ceux en rapport avec la nutrition.

Les Vipères se nourrissant normalement au laboratoire peuvent y avoir une activité ininterrompue sans hibernage, plusieurs années durant, et s'y reproduire.

Nos expériences ont révélé un comportement de chasse et de capture des proies fort complexe, stéréotypé, dans lequel nous trouvons les phases principales suivantes :

- détection de la proie vivante grâce à la vision
- morsure
- recherche de la proie mordue (olfaction)
- reconnaissance de cette proie (olfaction, gustation)
- localisation de la tête de la proie
- déglutition
- digestion.

Des points obscurs, quant au fonctionnement et au rôle des différents organes des sens dans ce comportement alimentaire, restent encore à élucider.

Chacune de ces phases dépend l'une de l'autre et d'une motivation interne de la Vipère. C'est une sorte de « faim » dont les critères d'appréciation nous échappent. Ceux-ci ne sont pas obligatoirement en rapport direct avec la durée d'un jeûne antérieur.

Nous avons conscience qu'il reste beaucoup à faire dans tous ces domaines.

SUMMARY

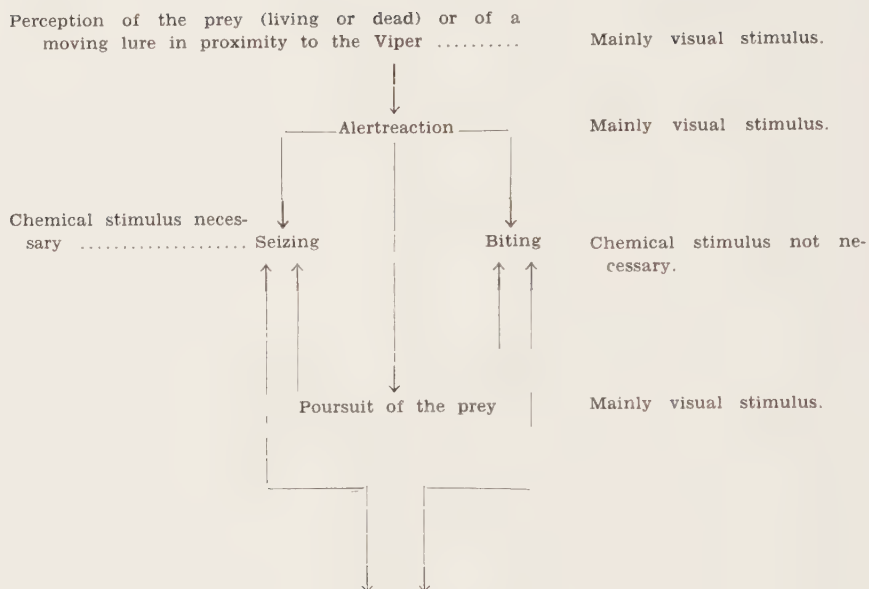
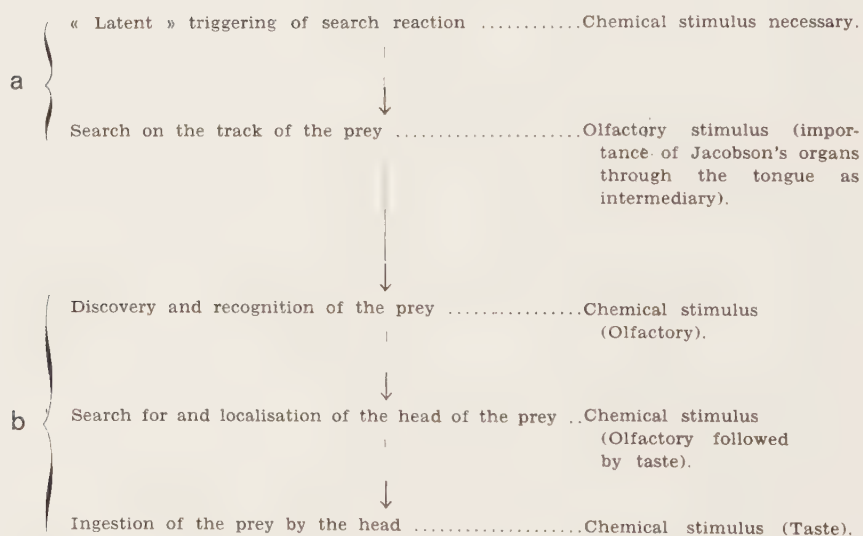
In the case of Vipers reared in the laboratory, the same night day rhythm was established throughout the year: 12 hrs day (8-20 hrs), 12 hrs night (20 hrs-8 hrs). In cages measuring : 0,50 m $\times$ 0,50 m $\times$ 0,50 m (0,25 sq.m.) and 2 actographs 1,50 m $\times$ 0,50 m $\times$ 0,50 m (0,75 sq.m.) the air temperature, varied during the year between averages of 18,2 and 24,2 °C, the humidity varying from 36.5 % to 56.7 %. In the cages provided with a heater, the temperature of the hottest point varied each day between averages of 20,3 to 41 °C in the others from 20,9 to 33,6 °C. In the isothermal terrarium of area 14 sq.m., the air temperature varied from 20,1 to 23,1 °C in the course of the year, the humidity varying from 52 % to 75 %. The temperature of the hottest point varied each day from an average of 20,1 to one of 37,5 °C. In the laboratory, under these conditions the Vipers did not hibernate.

Vipers reared in terrariums 6 m $\times$ 6 m were natural climatic conditions. They exhibited thus one annual period of activity and one of hibernation.

Length of fasting, in the case of Vipers put in cages, is short when they are captured in spring (23 days) whereas in the case of those captured in autumn it is 93 days. Gestating females, when captured, do not feed until after parturition. Mortality is slight, but certain specimens die without having fed. Whatever grouping is used, the Vipers feed in the same manner. Disturbances and prolonged confinement in boxes between capture and establishment in rearing conditions, seem to increase the period of fasting.

Hibernation, far from being necessary, is easily suppressed by keeping Vipers in favourable biological conditions. The greater part of the Vipers studied have thus passed 2 consecutive winters without hibernating, having always fed well and, in the majority of cases, increased in weight during their captivity. Moreover, the number of skins sloughed in the year is here greater than is obtained in nature and the process is, in general, normal. A ♀ from the isothermal terrarium is reproduced.

The internal motivation of the Viper plays a large part in predation. The hunting behaviour may be divided into 2 phases as follows:

Phase 1.*Phase 2.*

When several mice are bitten successively by the same Viper, the time between bite and death increases with the number of bites previously effected.

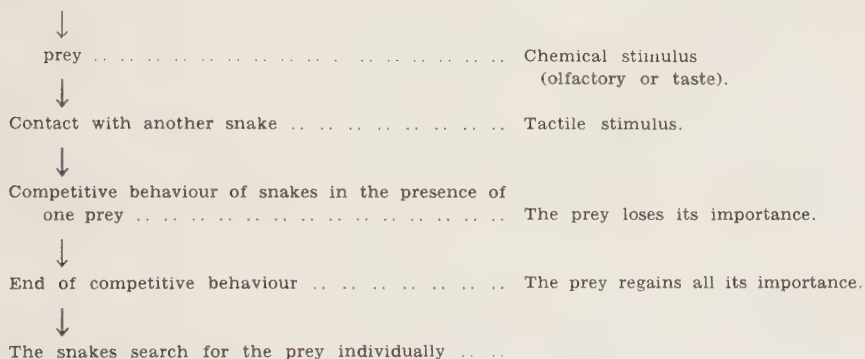
The visual stimulus is the most important, and sufficient to ensure normal completion of phase one of the process. The olfactory

stimulus, however, plays the largest part in the search for the prey already seized or bitten. The olfactory function is effected through the Jacobson's organs with the tongue as intermediary.

The substances responsible for chemical stimulation in Vipers are localised in the skin of mice. The state of the prey (living or dead) plays an important role in the pursuit by the Viper along its track.

The competitive behaviour of Vipers in the presence of a single prey has some analogy with the battles between males or « nuptial dances » but its induction is, however, different. This behaviour is provoked only by the presence of one prey put in proximity to two snakes, of which at least one wishes to feed, to the exclusion of any other factor (sexes, species, age, season, etc.). We may thus schematise the behavioural sequence.

Hungry Viper



These seems to be no limit to the number of individuals able to participate in this behaviour. It depends for motivation on the hunger of the animals present. At least two Vipers must be in contact, one of whom is hungry.

BIBLIOGRAPHIE

- ABERCROMBY (A.F.), 1922. — The senses of a snake. — *J. Bombay nat. Hist. Soc.*, 28, p. 812.
- ANGEL (F.), 1946. — Faune de France, 45, *Reptiles et Amphibiens*. — Paris, Paul Lechevallier, 204 p. — 1950. — *Vie et mœurs des Serpents*. — Paris, Payot, 319 p.
- BALAZET (L.), 1957. — La Vipère lébétine et son venin. — *Arch. Inst. Pasteur Algérie*, 35, 3, pp. 220 - 295.
- BAUMANN (F.), 1927. — Experimente über den Geruchssinn der Viper. — *Rev. suisse Zool.*, 34, pp. 173 - 184. — 1928. — Über die Bedeutung des Bisses und des Geruchssinnes für den Nahrungserwerb der Viper. — *Ibid.*, 35, pp. 233 - 239. — 1929. — Experimente über den Geruchssinn und der Beuteerwerb der Viper (*Vipera aspis* L.). — *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 10, pp. 36 - 119.

- BELLAIRS (A.), 1942. — Observations on Jacobson's organ and its innervation in *Vipera berus*. — *Journ. Anat.*, 76, pp. 167-177.
- BOBEAU (G.), 1941. — Serpents venimeux et captivité. — *Bull. Mus. Roy. Hist. nat. Belgique*, 17, 27, pp. 1-10 et 34, pp. 1-12.
- BOGERT (C.M.), 1941. — Sensory cues used by Rattlesnakes in their recognition of Ophidian enemies. — *Ann. New York Acad. Sci.*, 41, pp. 329-343.
- BOULENGER (G.A.), 1913. — *The snakes of Europe*. — London, Methuen and Co Ltd, pp. X et 269.
- BROMAN (I.), 1918. — Om Jacobsonska organets Konstruktion och funktion. — *Lunds Univ. Arsskrift*, N. F. Avt. 2, 14, 4, pp. 1-43. — 1920. — Das Organon vomero-nasale Jacobsoni ein Wassergeruchsorgan. — *Anat. Hefte*, Abt 1, 58, pp. 137-197.
- BURTON (M.), 1956. — *Les animaux font leur cour*. — Paris, Stock, 290 p.
- CARSON (H.L.), 1945. — Delayed fertilization in a captive Indigo Snake with notes on Feeding and Shedding. — *Copeia*, 4, pp. 222-225.
- CLIBURN (J.W.), 1962. — Further notes on the behavior of a captive Black Pine Snake (*Pituophis melanoleucus lodigi* Blanchard). — *Herpetologica*, 18, 1, pp. 34-37.
- CURRAN (C.H.) et KAUFFELD (C.), 1951. — *Les Serpents*. — Paris, Payot, 275 p.
- DAUDIN (F.M.), 1801-1804. — *Histoire naturelle, générale et particulière des Reptiles*. — Paris, 8 vol. (Des Vipères, 6, pp. 1-228).
- DITMARS (R.L.), 1912. — The feeding habits of Serpents. — *Zoologica: New York Zool. Soc.*, 1, pp. 197-238.
- DIXON (R.M.), 1902. — The senses of snakes. — *Verhand. U. Internat., Zool. Cong. Berlin*, pp. 990-992.
- DUGUY (R.), 1958. — Le comportement de printemps chez *Vipera aspis*. — *Vie et Milieu*, 9, 2, pp. 200-210. — 1962 — Biologie de la latence hivernale chez *Vipera aspis* L. — Thèse, Paris, 132 p.
- DULLEMEIJER (P.), 1961. — Some remarks on the feeding behaviour of Rattlesnakes. — *Koninkl. Nederl. Akad. Van Wetenschappen, Série C*, 64, 3, pp. 383-396.
- DUMERIL (M.C.) et BIBRON (G.), 1854. — *Erpétologie générale ou Histoire complète des Reptiles*. — Paris, 9 vol. (Vipère 7), 1536 p.
- DURIGEN (B.), 1897. — *Deutschlands Amphibien und Reptilien*. — Magdeburg, 676 p.
- FALCK (E.G.J.), 1940. — Food of an eastern rock Rattlesnake in captivity. — *Copeia*, 2, p. 135.
- FLEAY (D.), 1937. — Black Snakes in Combat. — *Proc. Royal Zool. Society of New South Wales*, Aug., pp. 40-42.
- GADOW (H.), 1901. — *Amphibia and Reptiles*. — London, 668 p.
- GLOYD (H.K.), 1947. — Notes on the Courtship and Mating behavior of certain Snakes. — *Nat. Hist. Miscellanea*, 12, pp. 1-4. — 1948. — Another account of the « dance » of the Western Diamond Rattlesnake. — *Nat. Hist. Misc.*, 34, pp. 1-3.
- IDEM, 1948. — Another account of the « dance » of the Western Diamond Rattlesnake. — *Nat. Hist. Misc.*, 34, pp. 1-3.
- GOOCH (B.), 1964. — Young Adders (*Vipera berus*) feeding in captivity. — *Brit. J. Herpetol.*, 3, 6, pp. 161-162.
- GRABER (R.), 1916. — Die Juraviper (*Vipera aspis*). — *Wschr. Aquar.* — *Terrark.*, 13, pp. 406-407.
- GRASSET (E.), 1946. — La Vipère du Gabon. — *Acta Tropica*, 3, 2, pp. 97-115.
- HANAU (A.), 1898. — Betrachtungen über die Fütterung der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) in der Gefangenschaft. — *Zoolog. Gart.*, 39, pp. 150-154 et 261-262.
- HANSEN (R.M.), 1950. — Sexual behavior in two male Gopher Snakes. — *Herpetologica*, 6, p. 120.
- HEDIGER (H.), 1953. — *Les animaux sauvages en captivité*. — Paris, Payot, 247 p.
- HELLMANN (A.), 1817. — Ueber den Tastsinn der Schlangen; als Specimen einer Anatomie und Naturgeschichte der deutschen Amphibien. Göttingen, 60 p.
- HYDE (B.T.B.), 1923. — When Snakes share food, What is the sequel? — *Nat. Hist.*, 23, 5, pp. 448-449.
- KAHMANN (H.), 1932. — Sinnesphysiologische Studien an Reptilien — I — Experimentelle Untersuchungen über das Jakobsonische Organ der Eidechsen und Schlangen. — *Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. Physiol.*, 51, 21, pp. 173-239. — 1934 a. — Zur Chemorezeption der Schlangen (Ein Nachtg.). — *Zool. Anz.*, 107, pp. 249-263. — 1934 b. — Zur Biologie des Gesichtsinns der Reptilien. — *Zool. Anz.*, 108, pp. 311-325.
- KATHARINER (L.), 1900. — Nase der im Wasser lebenden Schlangen als Luftweg und Geruchsorgan. — *Zool. Jahrb. Abth. f. Syst.*, 13, pp. 415-442.
- KAUFFELD (C.F.), 1953. — Methods of feeding captive Snakes. — *Herpetologica*, 9, pp. 129-131.

- KAUFMANN (M.), 1893. — *Les Vipères de France*. — Paris, 180 p.
- KLAUBER (L.M.), 1956. — *Rattlesnakes*. Berkeley and Los Angeles, University of California Press, 2 vol., 1476 p.
- KOPSTEIN (F.), 1914. — *Vipera macrops Mehely* in Freiheit und im Terrarium. — *Blat. Aquar. Terr.*, 25, pp. 589-596.
- KÖSTER (K.), 1932. — Kreuzotternzucht. — *Wschr. Aquar.-Terrark.*, 29, pp. 310-311.
- LACEPEDE (B.G.E.), 1850. — *Histoire naturelle. Les Cétacés, les quadrupèdes ovipares, les Serpents et les Poissons*. — Paris, 2 vol., 1316 p.
- LEIGHTON (G.R.), 1901. — *The life History of British Serpents*. — Edinburgh and London, 383 p.
- LEUTSCHER (A.), 1953. — *Le Vivarium, manuel sur les Batraciens, les Reptiles et les Poissons d'eau douce en captivité*. — Paris, Payot, 217 p.
- LEYDIG (F.), 1872. — Zur Kenntniss der Sinnesorgane der Schlangen. — *Arch. mikrosk. Anat.*, 8, pp. 317-357.
- LOWE (C.H.), 1943. — An improved method of Snake feeding. — *Copeia*, 1, p. 58. — 1948. — Territorial behavior in Snakes and the So-called Courtship Dance. — *Herpetologica*, 4, pp. 129-135.
- LOWE (C.H.) et NORRIS (K.S.), 1950. — Aggressive behavior in Male Sidervinders *Crotalus cerastes*, with a discussion of Aggressive behavior and territoriality in Snakes. — *Nat. Hist. Misc.*, 66, pp. 1-13.
- MACHT (D.I.), 1945. — Serpents' sense of hearing. — *Journ. Am. Med. Assur.*, 154, 1, p. 81.
- MANNING (F.B.), 1923. — Hearing in Rattlesnakes. — *Journ. Comp. Psych.*, 3, 4, pp. 241-247.
- MARIAN (M.), 1963. — Einige daten zur Fortpflanzungs biologie der Kreutzotter (*Vipera b. berus* L.). — *Vertebrata hungar. Mus. hist. nat. hungar.*, 5, 1-2, pp. 55-67.
- Mc CANN (C.), 1935. — Male Rat-Snakes (*Zamenis mucosus* Boulenger) fighting. — *Journ. Bombay Nat. Hist. Soc.*, 38, p. 409.
- MEADE (G.P.), 1940. — Observations on Louisiana Captive Snakes. — *Copeia*, 3, pp. 165-168.
- MENDELSSOHN, 1963. — On the biology of the venomous Snakes of Israël. — *Israël Journ. Zool.*, 12, 1-4, pp. 143-170.
- MERTENS (R.), 1959. — *La vie des Amphibiens et Reptiles*. — Paris, Horizons de France, 207 p.
- MITCHELL (P.C.) et Pocock (R.I.), 1907. — On the feeding of Reptiles in captivity. With observations on the fear of Snakes by other vertebrates. — *Proc. zool. Soc. London*, pp. 785-794.
- NAULLEAU (G.), 1964. — Premières observations sur le comportement de chasse et capture chez les Vipères et les Couleuvres. — *La terre et la vie*, 1, pp. 54-76. — 1965. — Nouvelle méthode de marquage des Serpents. — *Vie et Milieu* (sous presse).
- NOBLE (G.K.), 1937. — The sense organs involved in the courtship of *Storeria*, *Thamnophis* and other Snakes. LXXIII, art. 7, pp. 673-725.
- NOBLE (G.K.) et CLAUSEN (H.J.), 1936. — The aggrégation behavior of *Storeria dekayi* and others Snakes, with especial reference to the sense organs involved. — *Ecol. Monog.*, 6, 2, pp. 269-316.
- PERKINS (C.B.), 1950. — Frequency of shedding in injured Snakes. — *Herpetologica*, 6, pp. 35-36.
- PHYSALIX (M.), 1949. — *Vipères de France*. — Paris, Stock, 228 p.
- REUSS (T.), 1923. — Systematische Beobachtungen an *Vipera (Pelias) berus* L. in Gefangenschaft. — *Wschr. Aquar. Terrark.*, 20, pp. 295-296. — 1926. — Balsaempfe der Kreuzottern. — *Koralle*, 1, pp. 42-49.
- ROCHON-DUVIGNAUD (A.), 1931. — Les yeux des Reptiles. — *Bull. Mus. Hist. Nat.*, Paris, 3, pp. 399-422.
- ROLLINAT (R.), 1902. — Observations sur quelques Reptiles du département de l'Indre. Mœurs et reproduction de la Vipère aspic. — *Bull. Soc. nat. Accl. Fr.*, 25, pp. 361-381 et 27, pp. 393-413. — 1934. — *La vie des Reptiles de la France centrale*. — Paris, Delagrave, 343 p.
- SAINT-GIRONS (H.), 1949. — Les mœurs nuptiales de la Vipère aspic. — *La terre et la vie*, 3, pp. 110-113. — 1952. — Ecologie et ethologie des Vipères de France. — *Ann. Sc. nat., Zool.*, 11^e série, 14, pp. 263-343. — 1955. — Quelques observations sur la reconnaissance des proies chez les Serpents. — *La terre et la vie*, 3, pp. 159-167.
- SALGUES (R.), 1937. — Faune des Ophiidiens de Provence. — *An. Soc. Hist. Nat. Toulon*, 21, 21 p.
- SCHMIDT (K.) et INGER (R.), 1960. — *Les Reptiles vivants du monde*. — Paris, Hachette, 286 p.

- SCHWEIZER (H.), 1921. — Paarung und Fortpflanzung von *Vipera aspis* L. im Terrarium. 18, pp. 361 - 363.
- SCHWEIZER (R.), 1910. — Allerlei aus dem Vipern-terrarium. — *Bl. Aquar. Kde*, 21, pp. 390 - 391.
- SHAW (C.E.), 1948. — The male combat « dance » of some Crotalid Snakes. — *Herpetologica*, 4, pp. 137 - 145. — 1951. — Male combat in american Colubrid Snakes with Remarks on combat in other Colubrid an Elaphid Snakes. — *Herpetologica*, 7, pp. 149 - 168.
- SMITH (M.), 1951. — *The british Amphibian and Reptiles*. — London, Collins, 318 p.
- SOUBEIRAN (J.-L.), 1855. — *De la Vipère, de son venin et de sa morsure*. — Paris, Masson, 156 p.
- SPRENGELL (C.J.), 1732. — Some observations upon Vipers; on occasion of the foregoing relation. — *Philos. Trans. Royal Soc. London*, 32, 376, pp. 296 - 297.
- STABLER (R.M.), 1939. — Frequency of skin shedding in Snakes. — *Copeia*, 4, pp. 227 - 229.
- STORER (T.I.) et WILSON (B.M.), 1932. — Feeding habits and molt of *Crotalus confluentus oreganus* in captivity. — *Copeia*, 4, pp. 169 - 173.
- SUTHERLAND (I.D.W.), 1958. — The « combat dance » of the Timber Rattlesnake. — *Herpetologica*, 14, pp. 23 - 24.
- TINKLE (D.W.), 1951. — Reculiar behavior of Indigo Snakes in captivity. — *Copeia*, 1, pp. 77 - 78.
- VOLSOE (H.), 1944. — Structure and seasonal variation of the male reproductive organs in *Vipera berus* L. — *Spolia Mus. Zool. Hauniensis* V, Copenhagen, pp. 1 - 172.
- WALLS (G.L.), 1931. — The occurence of colored lenses in the eyes of Snakes and Squirrels and their probable significance. — *Copeia*, 3, pp. 125 - 127.
- WERNER (F.), 1902. — Beiträge zur Biologie der Reptilien und Batrachier. — *Biol. Centr.*, 22, 24, pp. 737 - 758.
- WIEDEMANN (E.), 1931. — Zur Biologie der Nahrungsaufnahme eurapäischer Schlangen. — *Zool. Jb., Abt. Syst.*, 61, pp. 621 - 636.
- WILDE (W.S.), 1938. — The rôle of Jacobson's organ in the feeding reaction of the Common Garter Snake, *Thamnophis sirtalis sirtalis* (L.). — *Journ. exp. zool.*, 77, 3, pp. 445 - 464.
- WILLIAMS (I.B.), 1892. — Water Rattlesnake in captivity. — *Science*, 20, 515, p. 345.
- WOLFGANG VON BUDDENBROCK, 1954. — *La vie amoureuse des animaux*. — Paris, Amiot Dumont, 228 p.

DEUXIEME THESE

Propositions données par la Faculté:
Etude de l'activité de *Vipera aspis* dans la nature.

Vu et approuvé,
Nancy, le 11 décembre 1965.

Le Doyen,
J. AUBRY.

Vu et permis d'imprimer,
Nancy, le 14 décembre 1965.

Le Recteur,
Président
du Conseil de l'Université,
P. IMBS.

